

**Mikroevolution und Populationsgenetik
im *Daphnia galeata/hyalina/cucullata*-Komplex**

(Crustacea: Cladocera)

eine Freilandanalyse

**Dissertation
der Fakultät für Biologie der
Ludwigs-Maximilians-Universität München**

**vorgelegt von
Sabine Gießler**

München, September 1987

1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs
2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 8. 12. 1987

Inhaltsverzeichnis

1.	Generelle Problemstellung	1
2.	Material und Methoden	8
2.1	Untersuchungsgebiet	8
2.2	Versuchstiere	10
2.3	Freilandarbeiten	10
2.3.1	Planktonfänge	10
2.3.2	Messung von Sichttiefe und Temperatur	11
2.4	Laborarbeiten	11
2.4.1	Aussortieren, Konservieren	11
2.4.2	Auszählen, Erfassung populationsbiologischer Daten	11
2.4.3	Klonhaltung	12
2.4.4	Morphologische Studien	12
2.4.5	Elektrophorese	12
2.5	Auswertung	15
2.5.1	Katalogisierung und Kodierung der Daten	15
2.5.2	Zusammenhang zwischen Bandenmuster und Morphologie	15
2.5.3	sonstige Statistik	16
3.	Ergebnisse und Diskussion	17
3.1.	Genetische und morphologische Differenzierung von <i>Daphnia cucullata</i>, <i>D. galeata</i>, <i>D. hyalina</i>, <i>D. longispina</i>	17
3.1.1	Einleitung	17
3.1.2	Untersuchungen an Freilandfängen	18
3.1.2.1	Morphologische Kategorisierung der Tiere	18
3.1.2.2	Elektrophoretische Untersuchung	20

3.1.2.3	Beziehung zwischen morphologischem und elektrophoretischen Phänotyp	20
3.1.2.4	Geographische Verbreitung verschiedener Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet, deren genetischer Polymorphismus und Morphologie	29
3.1.2.5	Populationsstruktur der Daphniengruppen	36
3.1.2.6	Verwandschaftsbeziehungen innerhalb und zwischen verschiedenen Gruppen	39
3.1.3	Untersuchungen an Klonen	44
3.1.3.1	Genetische Ähnlichkeit von Klonen	47
3.1.3.2	Charakterisierung verschiedener Klongruppen	50
3.1.3.3	Genetische Distanz zwischen Klongruppen	56
3.1.4	Diskussion	63
3.2	Genetische Variation bei <i>D. hyalina</i>	69
3.2.1	Einleitung	69
3.2.2	Genotypische Vielfalt	71
3.2.3	Zeitliche Muster	71
3.2.3.1	Populationsstruktur innerhalb der Seen	72
3.2.4	Räumliche Muster	86
3.2.4.1	Muster innerhalb eines Sees	86
3.2.4.2	Beziehung zwischen nah benachbarten Seen	90
3.2.4.3	Großräumige Muster	92
3.2.5	Diskussion	96
3.3	Sexualität bei <i>D. hyalina</i>	100
3.3.1	Einleitung	100
3.3.2	Populationsstruktur, Ausmaß an Sexualität und Hybridisierung	101
3.3.2.1	Populationsstruktur	101
3.3.2.2	Ausmaß an Sexualität innerhalb der <i>D. hyalina</i> -Gruppe und zwischen verschiedenen Gruppen	110
3.3.2.3	Klongruppenspezifität von Männchen und Ephippienweibchen	113
3.3.2.4	Vergleich mit Hardy-Weinberg-Proportionen	114
3.3.2.5	Kopplungsungleichgewicht	115
3.3.3	Diskussion	121
4.	Gesamtdiskussion	125
5.	Zusammenfassung	136
6.	Literaturverzeichnis	141

Danksagung

Mein ganz besonderer Dank gilt Jürgen Jacobs, der mir bei der Durchführung dieser Arbeit jede Freiheit ließ und mich in schwierigen Phasen stets mit positiver Kritik einfühlsam unterstützte.

Prof. Siebeck danke ich, daß ich in Seeon stets willkommen war und Geräte und Boote mitbenutzen durfte. Nicht zu vergessen seien in diesem Zusammenhang die Bootsbesitzer von Brunn- und Seeleitensee, die mir freundlicherweise ihre Boote zur Verfügung stellten.

In der Arbeitsgruppe von Prof. Lampert in Plön erhielt ich die Gelegenheit, meine Proben mit den Funden in Schleswig-Holstein zu vergleichen. Bei Mona Mort und Hans Georg Wolf möchte ich mich für die gute Zusammenarbeit bedanken.

Von den vielen Freunden, die mir bei Wind und Wetter bei der Probeentnahme halfen und sich sogar mit mir aufs Eis wagten, möchte ich mich besonders bei Stefan Ludwig bedanken, der am meisten strapaziert wurde.

Auch den Kollegen und Freunden am Institut bin ich sehr zu Dank verpflichtet. Angelika Küppers sorgte in meiner Abwesenheit stets rührend für meine Daphnien, außerdem vollendete sie in mühevoller Arbeit viele der Zeichnungen. Hans Siegmund war nimmermüde, mir neue Ideen für meine Arbeit zu liefern, vor allem in theoretischer Hinsicht. Für die Mühe der kritischen Durchsicht des Manuskripts sei ihm besonders gedankt.

All jenen, die mich in der Schlußphase der Arbeit ertragen haben und mir eine angenehme Arbeitsatmosphäre verschafften, möchte ich ganz herzlich danken, vor allem Traudl McLaughlin, die immer Zeit für mich hatte.

Die Arbeit wurde von der Studienstiftung des Deutschen Volkes und von der DFG (Ja/145 14-1) gefördert.

1. Generelle Problemstellung

In Tier- und Pflanzenpopulationen ist genetischer Polymorphismus weit verbreitet. Meist interessierte man sich bisher für den genetischen Aufbau von sich obligat sexuell fortpflanzenden Populationen (Nevo et al. 1984). Zunehmend beschäftigt man sich aber in den letzten Jahren mit der genetischen Variabilität von sich, teilweise oder vorwiegend, parthenogenetisch vermehrenden Tierpopulationen, z.B. bei Aphiden (Tomiuk et al. 1979), Cladoceren (Lynch 1983; Hebert 1985; Mort & Wolf 1986; Korpelainen 1987), Coleopteren (Suomalainen & Saura 1973), Lacertiden (Cole 1985) und Rotatorien (King 1980). Auch bei Pflanzen, die wesentlich flexiblere Fortpflanzungsmodi besitzen, interessiert man sich für die Bedeutung der oft nebeneinander ablaufenden Vermehrungsprozesse: klonale, vegetative Vermehrung neben Vermehrung durch Fremd- und Selbstbestäubung (Stebbins 1980). Im Mittelpunkt steht besonders die Frage, welchen Einfluß die oft seltenen, biparentalen Phasen (mit Rekombination von Genen) für die Mikroevolution einer Population haben.

Bei vielen Cladoceren findet man ameiotische Parthenogenese, wobei kontinuierliche klonale Reproduktion von Bisexualität überlagert wird, die jahreszeitlich mehr oder weniger synchron ist. Während rein parthenogenetischer Phasen bedeutet genetische Diversität in einer Population das gleichzeitige Vorkommen genetisch unterschiedlicher Klone. Untersuchungen der genetischen Variabilität in natürlichen Populationen von *Daphnia* mit zyklischer bzw. fakultativer Parthenogenese lieferten bezüglich räumlicher und zeitlicher Analysen bisher widersprüchliche Ergebnisse. Untersucht wurden vor allem litorale Daphnienarten in Kleingewässern, die zudem oft nur temporär existieren: *Daphnia magna* Straus und *Daphnia pulex* Leydig (Hebert 1974a, b, c, d; Hebert & Ward 1976; Hebert & Crease 1980, 1983; Lynch 1983, 1984a, b; Korpelainen 1986c; Carvalho 1987). Pelagische Formen: *D. cucullata* Sars, *D. galeata* Sars, *D. longispina* O. F. Müller sind seltener untersucht worden (Mort & Jacobs 1981; Jacobs 1982; Mort & Wolf 1985; Wolf 1985; Korpelainen 1986b; Wolf 1987a).

Es wird vermutet, daß zwischen temporären und permanenten Populationen grundsätzliche Unterschiede bestehen, die vor allem in den ersteren auf die Notwendigkeit einer Diapause zurückgeführt werden. Bei permanenten Populationen, die beispielsweise in größeren Seen vorkommen, in denen Dauereiproduktion zur Überwinterung unnötig ist, hat man große Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen und geringe klonale Diversität postuliert. Während langer parthenogenetischer Phasen kann Selektion über mehrere Generationen an spezifischen Genotypen ansetzen. Dies könnte darin resultieren, daß wenige Klone selektiert werden, die besser angepaßt sind. Diese Vermutung beruht hauptsächlich auf den Befunden bei permanenten Populationen litoraler Arten aus Kleingewässern (Hebert 1974a; Young 1979a; Lynch 1983) und steht im Gegensatz zu der bisher bekannten Situation bei temporären Populationen, die vorwiegend in Teichen vorkommen und norma-

erweise nur in Form befruchteter Dauereier Trockenperioden überdauern (Hebert 1974b, d; Hebert & Ward 1976; Berger & Sutherland 1978; Young 1979b; Hebert & Moran 1980; Lynch 1983, 1984a, b). Neuere Untersuchungen bei pelagischen Arten aus großen Seen (*D. cucullata* und *D. galeata*) stehen zum einen im Widerspruch zur bisherigen Annahme: Man fand eine große Anzahl verschiedener Klone über längere Zeiträume hinweg mit geringen Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen (Mort & Wolf 1985; Wolf 1985). Zum anderen bestätigten sie die frühere Vermutung hinsichtlich der starken Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen (Jacobs 1982).

Zeitliche Unterschiede in den Genotypfrequenzen innerhalb einer Population können mehrere Ursachen haben. Neben Genfrequenzverschiebungen in parthenogenetischen Vermehrungsphasen durch Austausch, Drift und Selektion kann es auch durch Rekombination und Segregation während sexueller Vermehrungsphasen zu Genotypfrequenzverschiebungen in einer Population kommen. Es ist dabei unklar, welche Rolle Rekombination und Segregation relativ zur klonalen Vermehrung zukommt. Interaktionen zwischen verschiedenen Einflußgrößen (z.B. genetische Austausche mit Nachbarpopulationen, Sexualität, Bastardisierungsprozesse und Selektion) auf die Zusammensetzung des Genpools einer Population sind zu erwarten. Insbesondere stellt sich die Frage, ob man bei Populationen mit langen parthenogenetischen Phasen, die nur kurzzeitig von Bisexualität überlagert sind, überhaupt von einem „Genpool“ sprechen kann, und ob hier der Artbegriff als Reproduktionseinheit gelten kann.

Bastardisierung

Bei einer großen Anzahl an Daphnienarten liegt die Hauptschwierigkeit, einen homogenen Genpool zu umgrenzen, darin begründet, daß die Hybridisierungsschranken zwischen koexistierenden Arten sehr niedrig sind.

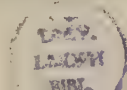
Die schwierige Systematik der Daphnien und Bosminen (Crustacea, Phyllopoda, Cladocera), die sich in der Literatur im Wort „Cladocerenproblem“ (Lieder 1986) niederschlägt, ist trotz mehrerer Revisionsversuche seit der Jahrhundertwende (Burckhardt 1900; Brooks 1957; Hrbáček & Hrbáčková-Esslova 1966; Flößner 1972; Lieder 1983) ungeklärt. So fällt es auch mit dem aktuellsten Bestimmungsschlüssel (Flößner 1972) schwer, die Formen, die konkret in den Seen gesammelt werden, einer der beschriebenen Arten eindeutig zuzuordnen. Die Vielfalt morphologisch unterschiedlicher Lokalrassen sowie modifikatorische Variationen, die von Allometriephänomenen überlagert sind, verbunden mit dem besonderen Sexualitätsmodus (zyklische bzw. fakultative Parthenogenese) und Hybridisierungen, erschwert besonders bei pelagischen Formen die Abgrenzung von „biologischen Arten“. In den letzten Jahren wird immer häufiger vermutet, daß ein Teil der gefundenen Variabilität im Cladocerenplankton auf hybridogenen Polymorphismus zurückzuführen ist (Lieder 1986, 1987; Flößner & Kraus

1986; Wolf & Mort 1986; Wolf 1987a). Bastardbildungen bzw. Introgression zwischen koexistierenden Arten führen sowohl zu genetischem als auch morphologischem Polymorphismus und werden zunehmend angeführt, um die enorme phänotypische Unterschiedlichkeit bei Cladoceren großer Seen zu erklären. Besonders bei Arten mit ameiotischer Parthenogenese fällt die Hybridensterilität nicht ins Gewicht, Bastarde können sich klonal über viele Generationen vermehren. Mit Hilfe der Enzymelektrophorese werden einerseits immer mehr Fälle bekannt, die belegen, daß eine morphologisch mehr oder minder gut abgegrenzte „Art“ in Wirklichkeit aus mehreren genetisch getrennten Einheiten zusammengesetzt ist (Manning et al. 1978; Lynch 1984a, b). Andererseits gelang es in einigen Seen einen Teil der hohen phänotypischen Variabilität auf Introgression bzw. Hybridisierung (wobei die Hybride z.T. intermediäre morphologische und genetische Ausprägung besitzen) zwischen „Arten“ zurückzuführen (Hebert 1985; Lieder 1986; Mort & Wolf 1986; Wolf 1987a). Solche feintaxonomischen Differenzierungen in einem Gebiet stimmen jedoch nicht notwendigerweise mit der Situation in anderen Gebieten überein, da phänotypisch intermediäre Formen sowohl auf morphologischer Plastizität als auch hybridogenem Polymorphismus beruhen können und Umweltbedingungen wie auch das Angebot potentieller Bastardisierungspartner in unterschiedlichen Regionen meist verschieden sind.

Weitere Komponenten, die genetische Variabilität beeinflussen, und Indizien für deren Bedeutung in Populationen von Cladoceren sollen im folgenden kurz betrachtet werden.

Bisexualität - Parthenogenese

Sexuelle Vermehrung führt dazu, daß durch Rekombination das Spektrum der genetischen Variabilität in der nächsten Generation erweitert wird. Wenn Nachkommen der Individuen, die sich sexuell fortpflanzen, besser auf Umweltveränderungen reagieren und neue Lebenschancen wahrnehmen können als solche, die nicht dazu imstande sind, würde ihnen das (bei sich verändernder Umwelt) einen Evolutionsvorteil verschaffen. Sexualität hat aber auch mehrere Nachteile für eine Population. Beispielsweise könnte eine nur aus Weibchen bestehende, rein parthenogenetische Population doppelt so schnell die aufgenommene Nahrung in sich wieder reproduzierende Weibchen umsetzen, als eine, bei der die Hälfte der Nahrung für männliche Nachkommen, die sich nicht reproduzieren, verschwendet wird. Vermeidbar ist ebenso der Zeitaufwand, mit dem ein Sexualpartner gefunden werden muß. Wichtige Konsequenzen hat auch, wenn in der sexuellen Phase während der Meiose bzw. Rekombination günstige Genkombinationen wieder zerlegt werden, während ein parthenogenetischer Idealtyp, der Meiose und crossing-over umgeht, nur identische Kopien seines eigenen Genotyps produziert. Ein zusätzlicher Nachteil ist, daß im Ephippium nur zwei Dauereier abgelegt werden, wobei der energetische Aufwand zur Produktion eines Ephip-



piums ein Vielfaches zweier parthenogenetisch erzeugter Eier beträgt (Lynch 1983). Bei parthenogenetischer Vermehrung werden hingegen meist wesentlich mehr Eier gebildet.

Manche Autoren glauben, daß prinzipielle Unterschiede in der Fitness zwischen Klonen bei Arten mit obligater bzw. seltener Sexualität bestehen. Eine relativ geringe Anzahl von Genotypen bei rein klonaler Vermehrung (z.B. in obligat parthenogenetischen Populationen von *D. pulex*, Hebert & Crease 1983) sei ein Indiz für deren generalistische Eigenschaften und als Anpassung an variable, aber regelmäßig wiederkehrende Umweltbedingungen zu verstehen. Nach Rekombination sei die Präsenz vieler unterschiedlicher Genotypen verbunden mit Klonsukzession während parthenogenetischer Phasen ein Zeichen dafür, daß diese stärker spezialisiert sind (Lynch 1983). Hohe Modifikabilität wie Zyklomorphosen, findet man dementsprechend bei Arten mit langen parthenogenetischen Phasen, z.B. *D. cucullata*; erstaunliche, morphologische Uniformität dagegen bei Arten mit obligater Bisexualität, z.B. *D. magna* (Jacobs 1982, Hebert 1974b, d). Ein Bezug zwischen dem Ausmaß an genetischer Variabilität einer Population und deren adaptive Bedeutung ist bis heute völlig unklar. Gerade bei Cladoceren findet man Populationen sowohl mit geringer als auch hoher genetischen Variabilität, für die eine Vielzahl von Erklärungsmöglichkeiten denkbar ist.

Möglicherweise ist der Wechsel zwischen ameiotischer, parthenogenetischer Vermehrung und biparentaler Fortpflanzung bei Cladoceren als Kompromiß aus deren Vor- und Nachteilen, oder als genetische Optimierung der Anpassung an mit dem Jahreszyklus schwankende Umweltbedingungen zu verstehen.

Selektion

Arten, die sich parthenogenetisch vermehren und deren Generationszeit kurz ist, sind besonders gut geeignet, um Selektion zu untersuchen, vorausgesetzt, daß Klone ökologisch nicht äquivalent sind. Während die Häufigkeiten der selektionsbegünstigten Klone zunehmen wird, sinkt die Abundanz der Klone, die weniger gut an die vorherrschenden Umweltbedingungen angepaßt sind und sich entsprechend weniger vermehren. Die mehrfach beobachtete langfristige Koexistenz genetisch verschiedener Klone versucht man mit deren unterschiedlichen Anpassungen an saisonal verschiedene Selektionsbedingungen zu erklären (Hebert & Crease 1980; Hebert 1974c; Young 1979a, b). Das könnte zu einer sehr schnellen Zunahme kurzzeitig begünstigter Genotypen führen, die dann einen zeitlich befristeten Selektionsvorteil genießen (Berger 1976). In mehreren Experimenten fand man Indizien dafür, daß Klone gegenüber Umweltfaktoren unterschiedlich reagieren (Loaring & Hebert 1981; Mort & Jacobs 1981; Lynch 1983; Weider & Lampert 1985). Selektionsunterschiede könnten also durchaus eine wichtige Rolle spielen. Bisher konnte man jedoch keine jahreszeitliche Rhythmik der Genotypfrequenzen feststellen, die einen Zusammenhang mit der natürlichen Umwelt wahrscheinlich machen würde (Hebert 1974c; Young 1979a; Korpelainen 1986c).

Ein anderer Untersuchungsschwerpunkt liegt auf den Reproduktionseigenschaften verschiedener Genotypen. Zwischen einzelnen Klonen bzw. Klongruppen wurden große Fitness-Unterschiede hinsichtlich der Gelegegröße gefunden und dabei auch zeitliche Schwankungen festgestellt (Hebert & Ward 1976; Korpelainen 1987). Man fand sogar, daß nur bestimmte Klone Ephippien bilden (Hebert & Ward 1976). Das würde bedeuten, daß Selektion bezüglich des Sexualmodus, zumindest während bestimmter Jahreszeiten stattfinden kann und die Populationen dann nicht mehr panmiktisch sind. Berücksichtigt man, daß bei bisexueller Vermehrung im Ephippium nur zwei Dauereier gebildet, bei parthenogenetischer dagegen in der Regel wesentlich mehr Eier produziert werden und, daß sich sexuelle und parthenogenetische Weibchen genetisch unterscheiden, würden die Nachkommen der stets parthenogenetischen Tiere, bei gleicher Fitness, einen höheren Prozentsatz am genetischen Aufbau einer Population stellen als die Nachkommen der sich bisexuell fortpflanzenden Tiere.

Austauschprozesse

In den letzten Jahren hat man beträchtliche engräumige genetische Diversität bei litoralen Cladoceren gefunden, in zum Teil nah benachbarten Teichen (Hebert 1974d; Korpelainen 1986c; Wolf & Hobaek 1986). Manche Klone solcher Arten scheinen endemisch und an ganz bestimmte Habitattypen gebunden zu sein (Hebert & Crease 1983; Lynch 1983). Das spricht dafür, daß Austauschprozesse zwischen Populationen nur eine geringe Rolle spielen. Bei pelagischen Formen wie *D. galeata* wurden in Schleswig-Holstein zwar auch lokal unterschiedliche Allelspektren gefunden (Mort & Wolf 1986), jedoch sind sich Populationen dieser Art genetisch wesentlich ähnlicher als Populationen litoraler Arten untereinander. So könnten in den permanenten Populationen der Seen Austauschprozesse eine wesentlich größere Rolle spielen als zwischen Populationen aus Teichen.

Ziele der Arbeit

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Populationsgenetik pelagischer Daphnien bringen. Viele Fragen bezüglich der verschiedenen Einflußgrößen auf die genetische Variabilität bei Populationen pelagischer Arten sind offen. Zuerst stellt sich die Frage, wie man einen morphologisch definierten „Genpool“ umgrenzen kann, wenn es zu Introgression zwischen koexistierenden Arten innerhalb eines Artenkomplexes gekommen ist. Kann die morphologische Abgrenzung verschiedener taxonomischer Einheiten mit einer Trennung durch enzym-elektrophoretische Methoden bestätigt werden und können auf diese Weise Bastarde erkannt

werden? Genauere genetische Untersuchungen bzgl. Bastardisierung zwischen koexistierenden Daphnienarten, die erlauben würden Bastarde bzw. Rückkreuzungen zu identifizieren, sind bis jetzt selten. Unklar ist weiter, wie häufig überhaupt Hybride vorkommen, wie vergleichbar Hybride verschiedener Seengebieten sind, wieviele und welche Elternarten in Frage kommen, wie Bastarde aussehen können und wie deren kompetitiven Eigenschaften relativ zu den „reinen“ Formen sind.

Ausmaß und Bedeutung bisexualer Prozesse im Verhältnis zu rein klonaler Vermehrung ist bei pelagischen Arten weitgehend unbekannt. Man weiß zwar, daß Sexualität prinzipiell selten ist, kennt aber den Schlüpfertfolg aus den bisexual erzeugten Dauereiern nicht. Hohe genetische Variabilität in diesen Populationen und geringfügige Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen deuten an, daß sexuelle Prozesse häufig genug auftreten, um durch Selektionsprozesse verursachte Abweichungen während rein parthenogenetischen Phasen auszugleichen. Die bisherigen Befunde bei pelagischen Arten können frühere postulierte Annahmen, wie Heterozygotenvorteil, geringe klonale Diversität und starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen bei vorwiegend parthenogenetischer Vermehrung nicht bestätigen. Jedoch fehlen ausreichende Daten, um verallgemeinernde Aussagen machen zu können. Starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen scheinen nach bisherigen Befunden auf Populationen beschränkt zu sein, die sich nahezu obligatorisch parthenogenetisch vermehren. Aber auch hier sind Verallgemeinerungen aufgrund der geringen Anzahl der Untersuchungen nicht zulässig. Unklar ist auch, wie groß der genetische Austausch zwischen Populationen aus verschiedenen Seen ist. Nur in einem Fall wurden bis jetzt vergleichende Angaben über die genetische Struktur bei verschiedenen nah benachbarten Populationen einer pelagischen Daphnienart gemacht (Mort & Wolf 1986). Es fehlen jedoch weitere Untersuchungen bzw. Anhaltspunkte, wie groß die genetischen Distanzen zwischen Populationen aus verschiedenen Seen sind und ob eine regelhafte Beziehung zwischen geographischer Nähe und genetischer Ähnlichkeit besteht. Auch innerhalb eines Sees können Populationen nach bisherigen Ergebnissen entweder genetisch lokale Unterschiede zeigen oder aber auch sehr homogen sein (Jacobs 1982; Wolf 1985). Es stellt sich die Frage, wie häufig, bei welchen Arten, bzw. warum man eines dieser Phänomene findet. Eng damit verknüpft ist die Frage, ob eine Beziehung zwischen klonaler Selektion und meßbarer Umweltvariabilität feststellbar ist, die genetische Unterschiede zwischen lokal verschiedenen Populationen erklären könnte. Längerfristige Untersuchungen, die Hinweise auf klonale Sukzession, erkennbare Schlüpfphasen biparental erzeugter Nachkommen oder einen Zusammenhang mit Umweltfaktoren geben könnten, sind an pelagischen Arten ebenfalls selten unternommen worden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden am *D. longispina*-Artenkomplex durchgeführt, der die drei verschiedenen, morphologisch definierten „Arten“ – *D. galeata*, *D. hyalina* und *D. longispina* – sowie möglicherweise Bastarde zwischen diesen „Arten“ und einer weiteren Art: *D. cucullata* enthält. Zunächst sollte versucht werden, die verschiedenen taxonomischen Einheiten gegeneinander abzugrenzen. An einer Art, *D. hyalina*, für die bisher kaum Daten vorliegen, sollte dann mit Hilfe der Enzymelektrophorese die räumliche und zeitliche genetische Variation genauer und über einen längeren Zeitraum untersucht werden. Dazu sollten mehrere Seen in unterschiedlicher Nachbarschaft und Verbindung betrachtet werden. Gleichzeitig sollten populationsbiologische Aspekte (Dichte, Altersstruktur, Sexualität) und Umweltparameter (Temperatur, Sichttiefe, Seetiefe) erfaßt werden. Die Schwerpunkte der Untersuchung lagen auf folgenden Fragen:

- Wie kann man taxonomische Einheiten in dem morphologisch definierten Artenkomplex *D. longispina* unter Einbeziehung elektrophoretischer Befunde abgrenzen?
- Treten Bastarde zwischen koexistierenden Arten auf (*D. hyalina*, *D. galeata*, *D. cucullata*, *D. longispina*)?
- Wie hoch ist der genetische Austausch zwischen Seen und innerhalb eines Sees?
- Findet man Indizien für Selektion? Besteht eine Korrelation zwischen Klonhäufigkeiten und Umweltfaktoren?
- Welche Rolle spielt die Sexualität für die Genotypstruktur einer Population?

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Seen der Seener Seenplatte (nördlich vom Chiemsee: 47°53' nördl. Breite, 12°27' östl. Länge) stellen für mikroevolutionsbiologische Untersuchungen ein nahezu ideales System dar. Es besteht aus einer durch Bäche bzw. Kanäle verbundenen Kette aus Toteisseen (Griessee, Brunnsee, Seeleitensee, Mittersee, Jägersee, Klostersee, Eglsee) und davon getrennten einzelnen Seen in wenigen Kilometer Entfernung (Bansee, Obinger See), siehe Abb. 2.1. Wahrscheinlich ist die Seenkette nach der letzten Eiszeit aus einem gemeinsamen Ursee entstanden (Gessner 1953), während der Obinger See und der Bansee eine getrennte Entstehungsgeschichte besitzen. Die Seenkette hat weder Zu- noch Abfluß. Sie wird teilweise aus Quellen gespeist und endet im Eglsee, wo das Wasser versickert. Die Seen rund um Seon sind maximal drei bis vier Kilometer voneinander entfernt. In ca. zehn Kilometer Entfernung liegt bei Eggstätt ein ähnliches Seensystem, das jedoch aus durchwegs größeren Seen besteht, dem Hartsee, Pelhamer See, Schloßsee, Kautsee und Langenbürgner See (Abb. 2.1). Austauschprozesse sind zwischen den einzelnen Seen des gesamten Seengebietes prinzipiell möglich, sowohl durch die Strömung in Verbindungskanälen, als auch durch Windverdriftung oder Verfrachtung von Dauerstadien durch Wasservögel.

Näher untersucht wurden die Seen Brunnsee, Hartsee, Seeleitensee, sporadisch die Seen Bansee, Griessee, Jägersee, Klostersee, Langenbürgner See, Mittersee, Obinger See und Pelhamer See. Wichtige limnologische Daten sind in Tab. 2.1 zusammengefaßt.

Tab. 2.1 Seencharakterisierung. Morphometrische Daten nach Gessner 1953; Bayr. Landesamt für Wasserwirtschaft; Trophiegrad nach Henschel & Kugler, pers. Mitteilung).

See	mittl.Tiefe [m]	max.Tiefe [m]	Fläche [ha]	Volumen [m ³ × 10 ⁶]	Trophiegrad
Brunnsee	8.54	18.6	5.88	0.502	oligo-mesotroph
Griessee	4.66	11.6	9.21	0.429	eutroph
Hartsee	17.60	39.1	86.64	15.470	eutroph
Jägersee	5.50	7.5	2.00	0.110	meso-eutroph
Klostersee	5.88	16.0	46.99	2.762	eutroph
Langenbürgner See	9.14	37.3	103.50	9.091	meso-eutroph
Mittersee	6.10	9.0	1.20	0.740	meso-eutroph
Obinger See	6.99	14.0	31.18	2.180	eutroph
Pelhamer See	9.46	21.3	71.41	6.760	eutroph
Seeleitensee	6.59	14.9	8.29	0.546	meso-eutroph

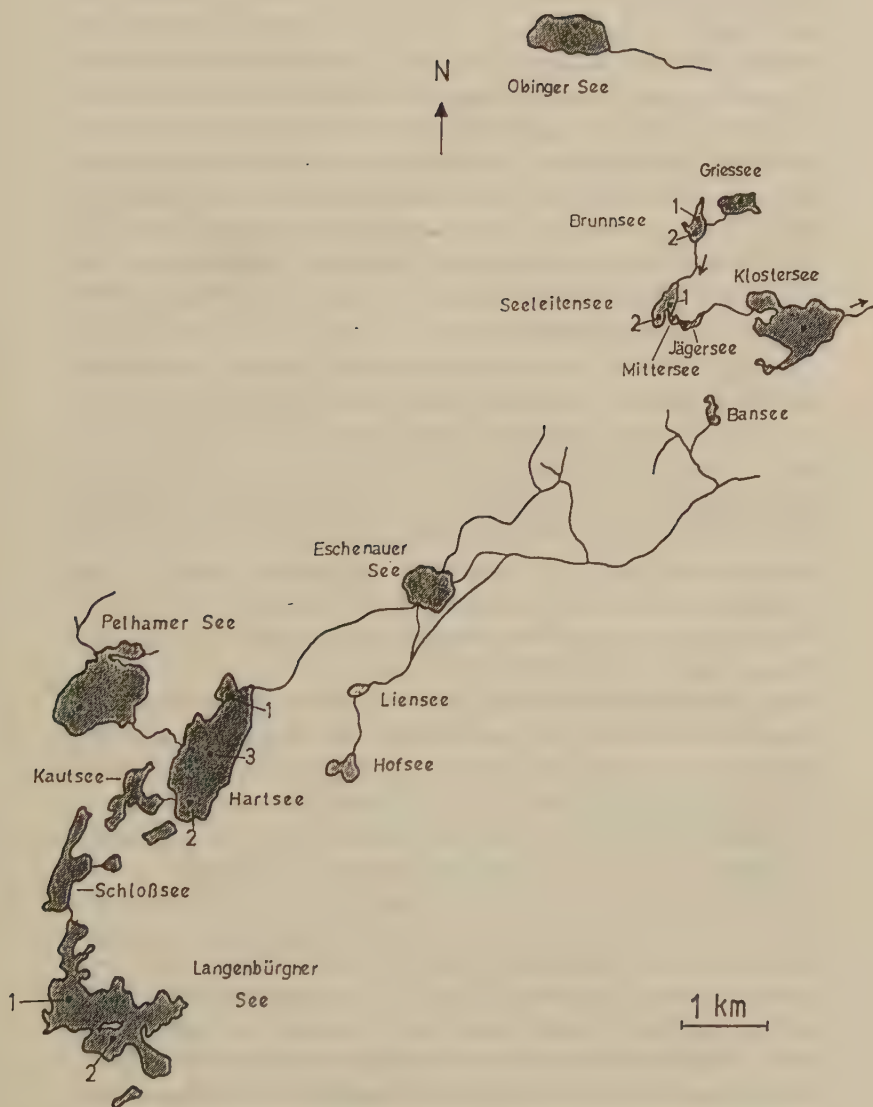


Abb. 2.1 Lageskizze zur Geographie der Seen. Die Probestellen sind mit Punkten markiert. Mehrere Probestellen innerhalb eines Sees sind mit Ziffern gekennzeichnet.

2.2 Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten vier pelagische „Arten“ der Gattung *Daphnia* (Cladocera, Crustacea), die in den Seen im Untersuchungsgebiet vorkommen. Davon gehörten drei dem *D. longispina*-Artenkomplex an: *D. galeata*, *D. hyalina*, *D. longispina* (wobei deren „Art“-Status unklar war und die Tiere zunächst entsprechend der morphologischen Ähnlichkeit nach Flößner (1972) „Arten“ zugeordnet und mit entsprechenden Namen belegt wurden). Die vierte war die nah verwandte Art *D. cucullata*. Wegen ihrer kurzen parthenogenetischen Generationsdauer (15–20 Generationen pro Jahr) können sie Umweltveränderungen rasch evolutiv folgen, andererseits sind sie in genügender Menge zu allen Jahreszeiten verfügbar und eignen sich zudem für Laborversuche.

Sie gehören zu den pelagischen Arten mit zyklischer bzw. fakultativer Parthenogenese. Vom Frühjahr bis Herbst, vermehren sie sich nahezu ausschließlich durch apomiktische Parthenogenese. Die Tiere sind diploid, die parthenogenetischen Nachkommen sind nach allem bisher Bekannten isogen mit den Müttern (vgl. Hebert & Ward 1972). Bei bestimmten Umweltbedingungen (z.B.: Nahrungsknappheit, hohe Populationsdichten, niedere Temperaturen), vor allem im Herbst, produziert ein gewisser Prozentsatz der Weibchen parthenogenetisch diploide Männchen und haploide Eier, die nach Befruchtung paarig im Ephippium als Dauereier abgelegt werden. Durch Rekombination kommt es bei der Befruchtung zu neuen Genotypkombinationen. Einige adulte Weibchen überwintern, die Kontinuität parthenogenetischer Vermehrung bleibt erhalten. Man nimmt an, daß vor allem im Frühjahr, aus den vermutlich genetisch zum großen Teil verschiedenen Dauereiern wiederum parthenogenetische Weibchen schlüpfen, von denen jedes einen mit sich genetisch identischen Klon initiiert.

2.3 Freilandarbeiten

2.3.1 Planktonfänge

In Voruntersuchungen wurden elf Seen im Seeoner und Eggstätter Gebiet auf die sie besiedelnden Daphnienarten untersucht. Zur Bestimmung der genetischen Ähnlichkeit von Populationen verschiedener Arten bzw. Unterarten wurden zunächst Stichproben von *D. hyalina*, *D. galeata*, *D. longispina* und *D. cucullata* aus insgesamt 10 Seen verwendet (Brunnsee, Griessee, Hartsee, Jägersee, Mittersee, Klostersee, Langenbürgner See, Obinger See, Pelhamer See, Seeleitensee, Abb. 2.1). Mit einem Planktonnetz (Ø 40 cm; Maschenweite 120 µm) wurden vom Seeboden bis zur Wasseroberfläche Proben mit Vertikalzügen entnommen. Die erste der Proben wurde in 4-prozentiger Formal-Zucker-Lösung (Haney & Hall 1973) fixiert zur späteren Bestimmung populationsbiologischer Parameter. Um genügend

große Stichproben für enzymelektrophoretische Untersuchungen zu erhalten wurden, je nach Daphniendichten, anschließend meist mehrere Proben mit Lebendmaterial gezogen. Zur genaueren Analyse taxonomischer Fragen wurden Daphnien aus mehreren Seen im Untersuchungsgebiet in Laborkultur genommen und für spätere Versuche kloniert.

Meist an jeweils zwei Stellen der drei längerfristig untersuchten Seen (Brunn-, Seeleiten- und Hartsee, Abb. 2.1) wurden etwa monatlich, über einen Zeitraum von $1\frac{1}{2}$ bis 2 Jahren, Stichproben von Populationen hauptsächlich der Art *D. hyalina* gesammelt. Die Tiefe der Probestellen betrug im Brunn- und Hartsee ca. 16 m, im Seeleitensee ca. 12 m. In den Wintermonaten 1983/84, in denen die Seen eine tragfähige Eisfläche besaßen, wurden Proben durch Eislöcher entnommen. Im Mai 1985 wurden innerhalb von drei Tagen aus Vergleichsgründen zusätzlich Stichproben von Populationen der gleichen Art aus den benachbarten Seen, Klostersee, Langenbürgner See und Pelhamer See (Abb. 2.1) entnommen.

2.3.2 Messung von Sichttiefe und Temperatur

Parallel zu den Planktonfängen wurde die Secchi-Sichttiefe bestimmt und das Temperaturprofil mit einem Whitney Underwater-Thermistor in Abständen von einem Meter gemessen.

2.4 Laborarbeiten

2.4.1 Aussortieren, Konservieren

Die Tiere, die später elektrophoretisch untersucht werden sollten, wurden mit Seewasser in Gläsern gekühlt ins Labor gebracht und dort unter dem Binokular aus dem übrigen Zooplankton aussortiert. Pro Probestelle wurden ca. 100–150 Tiere der Art *D. hyalina*, sowie kleinere Stichproben der jeweils koexistierenden anderen Daphnienarten zur Klärung taxonomischer Fragen, bis zur Durchführung der Elektrophoresen in flüssigem Stickstoff bei $-196^{\circ}\text{Celsius}$ aufbewahrt. Die Mortalität zwischen dem Fang der Tiere und dem Einfrieren betrug bei den größeren Arten wie *D. hyalina* maximal fünf Prozent, bei den kleineren, wie *D. cucullata*, im Sommer, maximal zehn Prozent.

2.4.2 Auszählen, Erfassung populationsbiologischer Daten

In den mit Formol-Zucker fixierten Proben wurden juvenile und adulte Weibchen mit parthenogenetischen Eiern bzw. Ehippien sowie Männchen der Arten *D. hyalina*, *D. cucullata*, *D. galeata*, *D. longispina* und eine heterogene Hybridgruppe, die im folgenden als *Dg*₁ bezeichnet wird, unter dem Binokular ausgezählt. Es wurden die Populationsdichten und der relative Anteil der einzelnen Zählkategorien bestimmt. Der mittlere Zählfehler bei der Zuordnung der adulten Weibchen lag bei ca. 2%. Juvenile Tiere im 1. und 2. Häutungsstadium

sowie Männchen konnten im Hartsee häufig nicht eindeutig taxonomisch klassifiziert werden, deshalb wurden in diesem See Sammelgruppen für Juvenile bzw. Männchen gebildet. Einzig für *D. cucullata* gab es bei Neonaten und Männchen keine Zuordnungsprobleme.

2.4.3 Klonhaltung

Insgesamt 119 Klone der vier verschiedenen Arten bzw. Gruppen wurden jeweils ca. $\frac{1}{2}$ Jahr unter konstanten Bedingungen (20°Celsius, Tag-Nacht-Rhythmus (HD 18/6), Futter *Ankistrodesmus*) gehalten. Je ca. 100 bis 200 Tiere pro Klon wurden zur späteren enzymatischen Untersuchung eingefroren.

2.4.4 Morphologische Studien

(a) Aus den monatlichen Fängen wurden Tiere mit unterschiedlichstem Aussehen, inklusive der als *D. hyalina* identifizierten Tiere, zu verschiedenen Jahreszeiten fotografiert und ihr Genotyp elektrophoretisch an drei Enzymloci (s.u.) bestimmt. Mit diesen Daten wurde ein Katalog angelegt, um einen möglichen Zusammenhang zwischen morphologischer und genetischer Variabilität zu erkennen.

(b) Für räumliche und zeitliche Unterschiede bei *D. hyalina*-Populationen wurden aus den eingefrorenen Proben Tiere dieser Art entsprechend ihres morphologischen Aussehens einem der *hyalina*-Typen im „Katalog“ der bisher gefundenen zugeordnet und elektrophoretisch untersucht.

(c) Die „Stammutter“, sowie verschieden alte Tiere jedes Klons (darunter auch gelegentlich auftretende Männchen und Weibchen mit Ephippien) wurden fotografiert und geseichnet. Für spätere morphologische Analysen wurden Tiere unterschiedlichen Alters, sowie Männchen und Tiere mit Ephippien, jedes Klones in Formol-Zucker-Lösung fixiert. Besonders Augenmerk wurde auf die Parameter: Kopfform (Kopfkontur, besonders Kopfunterrand), dorsale Abdominalfortsätze sowie das Aussehen der Männchen gelegt.

2.4.5 Elektrophorese

Es wurden horizontale Stärkegelelektrophoresen mit verschiedenen Gel- und Elektrodenpuffern (Tray-Puffern) durchgeführt, je nach Art und Darstellbarkeit einzelner Enzyme. Die im See gefangenen und aussortierten Einseltiere wurden an je drei Enzymloci (GPI, GOT-1, PGM; Tab. 2.2), geklonte Tiere in Gruppen zu 20 Individuen an insgesamt 33 Enzymloci (Tab. 2.2) untersucht. Dies schloß die stichprobenmäßige Erfassung von Männchen und Ephippien tragenden Weibchen mit ein. Die Einseltiere bzw. Tiergruppen eines Klons wurden in je 5 μ l Tris/Maleat Puffer (Gelpuffer, der nach Harris und Hopkinson (1976) zur Analyse von PGM verwendet wird, pH 7.4) homogenisiert, die Suspension mit Fil-

terpapierstückchen (4×6 [mm]) aufgenommen und in einen Schlitz nebeneinander an eine Startlinie gesteckt. Pro Gel konnten maximal 40 Proben getestet werden, wobei als Kontrollen Tiere aus Laborkulturen („Laborhyalina“, „Laborgaleata“ und *D. pulex*) mit bekannten Elektromorphen an protokollierter Stelle im Gel mitliefen. Klone wurden mehrmals an den polymorphen Loci getestet, um zu kontrollieren, ob der elektrophoretische Phänotyp konstant blieb. Es wurden vier verschiedene Puffersysteme für die Elektrophoresen benutzt:

Pufferlösungen

(1) Tris/Borat-Puffer: pH 8.7 (Markert & Faulhaber 1965)

Tray-Puffer: 0.06 M Tris, 0.1 M Borsäure, 0.003 M Titriplex III (Fa. Merck);

Gelpuffer: 1/4 verdünnter Tray-Puffer.

(2) Tris/Citrat-Puffer: pH 7.0 (Nielsen & Chapman 1977)

Tray-Puffer: 0.225 M Tris, 0.071 M Citronensäure;

Gelpuffer: 1/25 verdünnter Tray-Puffer

(3) Amin/Citrat-Puffer: pH 6.1 (Clayton & Tretiak 1972)

Tray-Puffer: 0.04 M Citronensäure mit 3-Morpholinopropylamin-(1) auf pH 6.1 eingestellt.

Gelpuffer: 1/20 verdünnter Tray-Puffer.

(4) Tris/Maleat-Puffer: pH 7.2 (Harris & Hopkinson 1976)

Tray-Puffer: 0.1 M Tris, 0.1 M Maleinsäureanhydrid mit 10 N NaOH auf pH 7.2 eingestellt.

Gelpuffer: 1/10 verdünnter Tray-Puffer.

Gele

Für die Gele wurde eine 12-prozentige Stärkelösung (Starch hydrolysed, Sigma No. S-4501) hergestellt. Die Stärke wurde in kaltem Puffer gelöst und unter Rühren zum Kochen gebracht. Nach zweimaligem Aufkochen wurde das Gel evakuiert, um aus der hochviskosen Lösung eingeschlossene Luftblasen zu entfernen, in horizontal austarierte Plexiglasformen (12.8×19.7×0.6 [cm]) gegossen, auf Raumtemperatur abgekühlt und mit Plastikfolie abgedeckt. Die Gele konnten ca. einen Tag lang bei Raumtemperatur bis zur Verwendung aufbewahrt werden.

Die Laufbedingungen waren: 4-6 Stunden bei 50 mA/300 V (Puffer 1); 6 Stunden, 45 mA/150V (2); 4 Stunden, 50 mA/250 V (3), bzw. 4 Stunden, 100 mA/200 V (4). Danach wurden die Gele horizontal in drei ca. 2 mm dicke Schichten aufgespalten und jede Schicht einer enzymespezifischen Färbereaktion (Tab. 2.2) unterworfen.

Tab. 2.1 Untersuchte Enzymloci und verwendete Puffersysteme.

Enzym	Abk.	Loci	E.C.No.	Puffer	Referenz
Saure Phosphatase	ACP	?	3.1.3.2	(3)	Harris & Hopkinson(1976)
Aldolase	ALD	1	4.1.2.13	(1)	Harris & Hopkinson(1976)
Alkalische Phosphatase	ALP	2	3.1.3.1	(4)	Harris & Hopkinson(1976)
Aldehyd-Oxidase	AO	1	1.2.3.1	(1)	Ayala et al.(1972)
Argininphosphat-Kinase	APK	1	2.7.3.3	(2)	Bulnheim & Scholl(1980)
Catalase	CAT	1	1.11.1.6	(1)	Shaw & Koen(1968)
Diaphorase	DIA	2	1.6.2.2	(1)	Harris & Hopkinson(1976)
α -Esterase	EST	?	3.1.1.1	(1)	Simonsen & Frydenberg(1972)
Fumarat-Hydratase	FUM	1	4.2.1.2	(1)	Shaw & Prasad(1970)
Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase	GD	1	1.1.1.49	(1)	Shaw & Prasad(1970)
Glucosephosphat-Isomerase	GPI	1	5.3.1.11	(1)	Yndgård(1972)
Glutamatoxalacetat-Transaminase	GOT	2	2.6.1.1	(1)	Schwartz et al.(1963)
Glutamatpyruvat-Transaminase	GPT	1	2.6.1.2	(1)	Harris & Hopkinson(1976)
Hexokinase	HK	2	2.7.1.1	(1)	Jelnes(1971)
Isocitratdehydrogenase	ICD	2	1.1.1.42	(2)	Ayala et al.(1972)
Leucin-Aminopeptidase	LAP	1	3.4.1.1	(4)	Shaw & Prasad(1970)
Lactat-Dehydrogenase	LDH	1	1.1.1.27	(4)	Hyldgård-Jensen(1967)
Malat-Dehydrogenase	MDH	2	1.1.1.37	(3)	Frydenberg & Simonsen(1973)
Malic enzyme	ME	1	1.1.1.40	(4)	Frydenberg & Simonson(1973)
Mannosephosphat-Isomerase	MPI	1	5.3.1.8	(1)	Harris & Hopkinson(1976)
Peptidase	PEP	3	3.4.11/13	(1)	Shaw & Prasad(1970)
6-Phosphogluconat-Dehydrogenase	PGD	1	1.1.1.44	(2)	Giblett(1969)
Phosphoglucose-Mutase	PGM	1	2.7.5.1	(1)	Ayala et al.(1972)
Triosephosphat-Isomerase	TPI	1	5.3.1.1	(1)	Harris & Hopkinson(1972)
Xanthin-Dehydrogenase	XDH	1	1.2.3.2	(1)	Johnson(1968)

2.5 Auswertung

2.5.1 Katalogisierung und Kodierung der Daten

Die Elektromorphen wurden für jedes Tier kodiert und zusammen mit anderen Variablen (See, Lokalität, Datum, Seetemperatur, Sichttiefe, Geschlecht, Vorhandenseins eines Ephippiums, morphologischer Phänotyp, bzw. mit der Klonbezeichnung) zur EDV-Auswertung in Dateien eingetragen. Die mittlere Seetemperatur pro Termin wurde als Mittelwert über alle vertikalen Temperaturwerte berechnet, die in 1 m Abständen gemessen worden waren. Wenn die Häufigkeit des häufigsten Alles kleiner als 0.95 war, wurde ein Locus als polymorph bezeichnet. Für die sich anschließenden statistischen Auswertungen wurden Tiere mit sechs verschiedenen Charakterisierungstypen Klongruppen bzgl. ein, zwei bzw. drei Loci zugeordnet: GPI, GOT-1, PGM; GPI×GOT-1, GPI×PGM, GOT-1×PGM; GPI×GOT-1×PGM. Es wurden die Allel-, Genotyp- bzw. Klongruppenfrequenzen pro Art, Geschlecht, Weibchen mit bzw. ohne Ephippien, Zeitpunkt und Lokalität berechnet.

2.5.2 Zusammenhang zwischen Bandenmuster und Morphologie

Mittels Diskriminansanalysen (Statistikpaket SPSS^X, 1983) wurden die morphologisch ähnlichen Gruppen getrennt, wobei als diskriminierende Variable die Elektromorphen an den drei Loci: GPI, GOT-1 und PGM in die Analyse eingingen. Ausgangsmaterial hierfür waren die monatlich gesammelten, phänotypisch zugeordneten und elektrophoretisch bestimmten Proben (s. Pkt. 2.4.4 a). Im Einzelnen wurde folgendermaßen vorgegangen: vorwiegend Tiere aus dem Hartsee, in dem die morphologische Variabilität sehr hoch war, wurden nach bestimmten morphologischen Charakteristiken 22 Kategorien zugeordnet. In Diskriminansanalysen wurde jede dieser morphologischen Kategorien zuerst einzeln in die Analyse einbezogen. Wenn keine signifikante Trennung der Kategorien erzielbar war, wurden Kategorien, die sich morphologisch sehr ähnlich waren, solange zu Gruppen zusammengefaßt, bis morphologisch und genetisch disjunkte Gruppen mit signifikanten Diskriminanzfunktionen erhalten wurden.

Mit den Klondaten wurde, basierend auf den entsprechend ihrer Laufstrecke kodierten Allelkombinationen bezüglich 22 der 33 getesteten Enzymloci, hierarchische Clusteranalysen (UPGMA-Methode, average-linkage between groups, mit euklidischer Distanz, Programmpaket SPSS^X, 1983) durchgeführt, wobei morphologische Aspekte nicht berücksichtigt wurden. Es sollten auf diese Weise zunächst genetisch homogene Gruppen erkannt und erst dann Tiere aus gemeinsamen Clustern taxonomisch klassifiziert werden. Zur genaueren genetischen Charakterisierung wurden Polymorphiegrad und Heterozygotie einzelner Klone bzw. Klongruppen bestimmt.

2.5.3 Sonstige Statistik

Unter mehreren Aspekten wurden die Klongruppenfrequenzen in den Seepopulationen gegeneinander getestet. Sie wurden zudem mit den Parametern Jahreszeit, Seetemperatur und Sichttiefe korreliert. Die Populationen wurden auf Übereinstimmung mit der Hardy-Weinberg-Erwartung getestet. Das Kopplungsungleichgewicht wurde zwischen den drei Loci GPI, GOT-1, PGM berechnet (Weir & Cockerham 1979; Weir 1979). Es wurden verschiedene F-Statistiken (Weir & Cockerham 1984) ausgeführt, um ein Maß für die genetische Differenzierung der untersuchten Populationen zu erhalten. Ferner wurde die genetische Distanz (Nei 1972) mit Allelfrequenzen und mit dem gleichen Algorithmus auch mit den Genotypfrequenzen berechnet. Es wurden Verwandtschaftsanalysen durchgeführt (Felsenstein 1986, Programmpaket Phylip 2.9, maximum-likelihood-Methode nach Fitch-Margoliash). Die geographische Distanz zwischen Populationen wurde als kürzeste Verbindung zwischen den Probestellen bestimmt (Abb. 2.1).

3. Ergebnisse und Diskussion

3.1 Genetische und morphologische Differenzierung von *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *D. hyalina*, *D. longispina*

3.1.1 Einleitung

Die Untergattung *Daphnia* wird anhand morphologischer Merkmale des Postabdomens und des Vorhandenseins eines Nebenauges in drei Großgruppen unterteilt: (1) „*pulex*“, (2) „*longispina*“, (3) „*cucullata*“. Diese Gruppen bestehen ihrerseits aus einer großen Anzahl verschiedener Formen, die mittels bestimmter Charakteristika (z.B.: Kopfform, Rostrum, Crista, Helmbildung, Augengröße etc.) zu „Arten“ zusammengefaßt werden. So unterscheidet man z.B. innerhalb der „*longispina*“-Gruppe hauptsächlich zwischen *D. longispina* O. F. Müller, *D. hyalina* Leydig und *D. galeata* Sars. Es bleiben jedoch viele Formen übrig, die anhand ihrer Merkmalskomplexe nicht in dieses Schema passen, obwohl sie augenscheinlich der *longispina*-Gruppe angehören. Um der Formenfülle weiter gerecht zu werden, teilt man die Arten in Unterarten auf und diese wiederum in seesspezifische Lokalrassen.

Bei allen auf morphologischen Merkmalen aufgebauten taxonomischen Studien muß man jedoch berücksichtigen, daß das Spektrum der gesamten Variation aus zwei prinzipiell unterschiedlichen Komponenten zusammengesetzt ist: a) Variation innerhalb von Gruppen genetisch identischer Individuen (umweltbedingte Modifikationen, Allometrien etc.) und b) genetisch bedingte Variation innerhalb eines Taxons und zwischen verschiedenen Taxa, die durch das Ausmaß an Rekombination während biparentaler Vermehrungsphasen bzw. durch Hybridisierungsprozesse beeinflusst wird.

Eine Reihe von Autoren beschäftigte sich bisher mit dem Zooplankton des Chiemsees und der Nachbarseen im Seener Gebiet (Woltereck 1919; Baumbach 1922; Aurich 1933). Wegen der taxonomischen Schwierigkeiten bei *Daphnia* teilten sie jedoch häufig morphologisch sehr ähnliche Daphnientypen verschiedenen systematischen Gruppen zu, so daß aus der Literatur nicht sicher zu entnehmen ist, um welche Daphniengruppe es sich handelt hat.

Die Kombination von morphologisch und enzymelektrophoretisch gewonnenen genetischen Abgrensungsparametern kann jedoch einigermaßen sicher Aufschluß darüber geben, ob in der Systematik in sich genetisch homogene Gruppen voneinander getrennt werden. Im folgenden wurde deshalb versucht, die Formen im *D. longispina*-Artenkomplex, die in den Seen im Untersuchungsgebiet gefunden wurden, zunächst den verschiedenen bekannten taxonomischen Gruppen morphologisch zuzuordnen. Gleichzeitig sollte festgestellt werden,

ob anhand deren genetischem Phänotyp eine feinere Klassifizierung möglich ist und ob eine Differenzierung zwischen „guten“ Arten und Hybridgruppen gelingt.

Der Bedeutung des GOT-1-Locus als potentiell indikatorischem Locus wird hierbei ein besonderer Stellenwert gegeben. Wolf & Mort (1986) und Wolf (1987a) fanden nämlich im Plöner Seengebiet einen direkten Zusammenhang zwischen der Daphnienmorphologie und bestimmten GOT-1-Genotypen. Elternarten besitzen dort an diesem Locus diagnostische Allele: zwei F-Allele (f , f^+) sind typisch für *D. galeata*, zwei S-Allele (s^- , s^{--}) für *D. cucullata* und ein weiteres S-Allel (s) für *D. hyalina*. (Die Allelbezeichnungen werden im folgenden der vorliegenden Arbeit angepaßt. Hiersu wurden Tiere beider Regionen im gleichen Gel geprüft. Homologisierung: $f = F$; $s^- = S$; $s = M$). Hybride zwischen den einzelnen Arten kann man dort am intermediären genetischen und morphologischen Phänotyp erkennen: Tiere mit dem GOT-1-Genotyp 'FS' sind Hybride zwischen *D. galeata* und *D. cucullata*, der GOT-1-Genotyp 'MS' charakterisiert Hybride zwischen *D. cucullata* und *D. hyalina* und der GOT-1-Genotyp 'FM' Hybride zwischen *D. galeata* und *D. hyalina*.

3.1.2 Untersuchungen an Freilandfängen

Ein Hauptziel dieser Arbeit, nämlich die zeitliche und räumliche populationsgenetische Dynamik von *D. hyalina* zu untersuchen, hatte die eindeutige taxonomische Zuordnung der Tiere zur Voraussetzung. Deshalb wurden zunächst taxonomische Untersuchungen im *D. longispina* - Artenkomplex durchgeführt, wobei zur Abgrenzung verschiedener Daphniengruppen im Seoner Gebiet morphologische und genetische Kriterien verwendet wurden.

3.1.2.1 Morphologische Kategorisierung der Tiere

Dasu wurden zunächst adulte Tiere im fixierten Sammelmateriale aus unterschiedlichen Jahreszeiten verschiedenen morphologischen Typen zugeordnet. Auf diese Weise wurden insgesamt 22 morphologisch s.T. nur leicht verschiedene Kategorien erhalten (Abb. 3.1.1). Die Tiere wurden dann provisorisch nach dem aktuellsten Schlüssel (Flößner 1972) den taxonomischen Gruppen *D. cucullata*, *D. galeata*, *D. hyalina* bzw. *D. longispina* zugeordnet, wobei aufgrund der morphologischen Ähnlichkeit zunächst die Gruppen *D. hyalina* und *D. longispina* zu einer gemeinsamen Gruppe zusammengefaßt wurden. So fielen die Typen 7, 11 – 19, 31 in die *hyalina/longispina* - Gruppe und 21 – 30 in die *galeata* - Gruppe. Verschiedene *D. cucullata* - Typen waren dagegen an der Ausprägung des Rostrums immer leicht zu identifizieren und wurden deshalb nur einer Kategorie (3) zugeordnet.

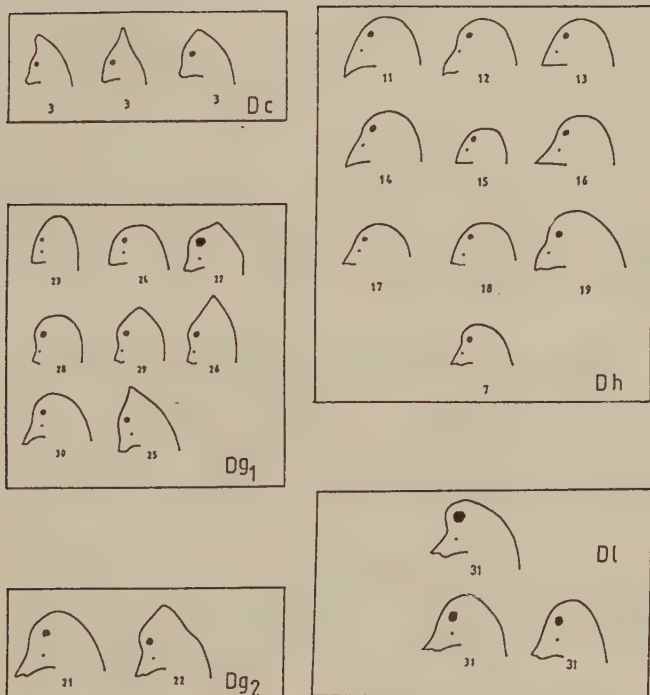


Abb. 3.1.1 Morphologische Daphnienkategorien. Dc: *D. cucullata*; Dg₁, Dg₂: Untergruppen von *D. galeata*; Dh: *D. hyalina*; Dl: *D. longispina*.

3.1.2.2 Elektrophoretische Untersuchung

Die Tiere, die morphologisch kategorisiert worden waren, wurden daraufhin elektrophoretisch untersucht. Es wurden drei polymorphe Enzymsysteme GPI, GOT-1 und PGM bei adulten Einseltieren angefärbt. Für GPI und GOT-1 wurden pro Tier eine oder drei Banden gefunden. Diese beiden Enzyme wurden deshalb wie üblich (Harris & Hopkinson 1976) als dimere Enzyme betrachtet. Bei PGM wurden pro Tier eine oder zwei Banden gefunden. Dieses Enzym ist folglich monomer, entsprechend der üblichen Interpretation gleicher Bandenmuster (Harris & Hopkinson 1976). Die Anzahl der insgesamt gefundenen Allele pro Locus und deren Bezeichnung ist in Tab. 3.1.1 beschrieben. Die größte Variation fand ich am PGM-Locus mit fünf verschiedenen Allelen, die entsprechend ihrer Wandergeschwindigkeit mit F, M₁, M₂, S₁ und S₂ (F = fast, M = medium, S = slow) bezeichnet wurden. Am GPI-Locus wurden vier Allele (F⁺, F, M, S), am GOT-1-Locus drei Allele (F, M, S) gefunden, die analog entsprechend ihrer Mobilität bezeichnet wurden. Die relative Wandergeschwindigkeit der Allele an diesen drei Loci ist ebenfalls aus Tab. 3.1.1 zu entnehmen. Die Mobilität des langsamsten Allels wurde jeweils gleich 100 gesetzt.

Tab. 3.1.1 Allele pro untersuchtem Enzymlocus. Sortiert wurde nach fallender Mobilität. Bezeichnungen im Text.

Enzym	Allele	Bezeichnung				
GPI	4	F ⁺	F	M	S	
	Mobilität	130	125	113	100	
GOT-1	3	F	M	S		
	Mobilität	130	115	100		
PGM	5	F	M ₁	M ₂	S ₁	S ₂
	Mobilität	116	113	110	106	100

Nachdem die Anzahl und Laufstrecke der unterschiedlichen Allele bekannt war, war die Zuordnung bestimmter Allele bzw. Allelkombinationen zu den verschiedenen morphologischen Gruppen im Untersuchungsgebiet das nächste Ziel.

3.1.2.3 Beziehung zwischen morphologischem und elektrophoretischem Phänotyp

Zunächst wurde getestet, ob überhaupt ein Zusammenhang zwischen dem morphologischen und genetischen Status besteht und ob die genetisch gewonnenen Daten in Einklang mit der bisherigen Arteinteilung innerhalb des *D. longispina*-Artenkomplexes stehen.

Diskriminanzanalyse

Diese Methode bietet sich an, wenn man zwischen zwei oder mehr Gruppen statistisch unterscheiden will. Die Gruppen werden dabei zunächst subjektiv gebildet. Mit Variablen, von denen man annimmt, daß sich die ausgewählten Gruppen darin unterscheiden, werden Diskriminanzfunktionen gebildet, in denen die standardisierten Variablen gewichtet werden. Sind diese Funktionen signifikant, so sind die diskriminierenden Variablen geeignet, die Ausgangsgruppen voneinander zu trennen. In einem zweiten Schritt kann umgekehrt getestet werden, wie gut die Ausgangsklassifikation war, d.h. wieviel Prozent der Fälle innerhalb einer Gruppe durch klassifizierende Funktionen, die aus den diskriminierenden Variablen berechnet, der gleichen Gruppe wieder zugeordnet werden. (Als Hilfe für die Interpretation der Tabellen: der Eigenwert einer Funktion ist ein Maß für deren relative Wichtigkeit; die kanonische Korrelation ist ein Maß für die Beziehung zwischen einer Diskriminanzfunktion und der Gruppenvariable; das Wilks'sche λ ist ein Maß für die diskriminierende Kraft, die nach der jeweils vorherigen Diskriminanzfunktion noch in den Variablen steckt; kanonische Diskriminanzfunktionen, gewertet nach Gruppen-Zentroiden, sind ein Maß für die Verschiedenheit der Gruppen, gemittelt über alle Diskriminanzfunktionen.)

Dieses Verfahren wurde angewendet, um herauszufinden, welche Gruppierung der s.T. nur leicht unterschiedlichen morphologischen Typen zu homogenen genetischen Gruppen führt. Die Analysen wurden für die drei langfristig untersuchten Seen Brunnsee, Hartsee und Seeleitensee, getrennt durchgeführt. Jeder der Seen wurde für sich betrachtet, da die Artenszusammensetzung verschieden war und sich zudem die Allelspektren der einzelnen Gruppen in verschiedenen Seen unterschieden (s. S. 31, Tab. 3.1.10). Dabei wurden Tiere, die zu unterschiedlichen Jahreszeiten gefangen worden waren, in das Testverfahren einbezogen. Wegen der Vielzahl der durchgeführten Analysen soll das Prinzip aus Platzgründen nur an wenigen Beispielen vorgestellt werden und im wesentlichen nur die Ergebnisse der Reklassifizierung diskutiert werden.

BRUNNSEE

Im Brunnsee gehörten die Daphnien vier morphologischen Typengruppen (7, 14, 15, 16; Abb. 3.1.1) an. Obwohl die erste Diskriminanzfunktion signifikant ist, wenn man die vier verschiedenen Phänotypen anhand deren Genotypen zu trennen versucht, ist der Eigenwert der ersten Funktion sehr klein, λ dagegen mit 0.84 zu Beginn der Analyse sehr groß. Das bedeutet, daß in den benutzten Trennvariablen nur sehr geringe diskriminierende Kraft liegt und die Signifikanz allein durch die Stichprobengröße und die im Verhältnis dazu kleine Gruppe „hyalina15“ zu erhalten war (Tab. 3.1.2 und 3.1.3). In nur 35.6% der Fälle erhielt man so eine richtige Reklassifikation. Anhand der drei Allosymgenotypen ist somit keine Trennung zwischen morphologisch und genetisch verschiedenen Gruppen möglich. Deshalb sollen alle

Typen einer Gruppe zugeordnet werden, die aufgrund morphologischer Ähnlichkeiten als *D. hyalina* bezeichnet wird.

Tab. 3.1.2 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse im Brunnsee und im Seeleitensee. Signifikante Diskriminanzfunktionen bei 356 (Brunnsee) bzw. 219 (Seeleitensee) kategorisierten Daphnien; Fkt.: Funktion; p: Irrtumswahrscheinlichkeit.

See	Fkt.	Eigenwert	Prozent kumulierter Varianz	kanonische Korrelation	nach Fkt.	Wilks λ	p
Brunnsee	1	0.109	60.1	0.31	0 1	0.840 0.932	<0.001
Seeleitensee	1	67.629	99.95	0.99	0 1	0.014 0.969	<0.001

Tab. 3.1.3 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse im Brunnsee. Kanonische Diskriminanzfunktionen gewichtet nach Gruppen-Centroiden; N: Anzahl kategorisierter Tiere pro Gruppe; hyalina 7/14/15/16: verschiedene Phänotypen.

Gruppe	N	Funktion 1
<i>hyalina</i> 7	198	-0.09
<i>hyalina</i> 14	43	0.85
<i>hyalina</i> 15	4	-1.02
<i>hyalina</i> 16	111	-0.12

SEELEITENSEE

Ausgangspunkt waren in diesem See fünf morphologisch sortierte Gruppen: 28, 14, 15, 17, 19 (Abb. 3.1.1), wobei der Typ 28 der *D. galeata*-Gruppe angehört und stets ohne Helm gefunden wurde. Versucht man eine morphologische Feinauftrennung, so ist die erste Diskriminanzfunktion signifikant und trennt den Typ 28 von vier morphologisch leicht verschiedenen, jedoch genetisch homogenen Gruppen (Tab. 3.1.2 und Tab. 3.1.4). Eine Reklassifizierung ist so nur in 11.5% der Fälle möglich. Die morphologische Trennung in vier Gruppen spiegelt also genetische Unterschiede an den drei betrachteten polymorphen Loci nicht wider. Faßt man dagegen die vier morphologisch ähnlichen Phänotypen 14, 15, 17, 19 zu einer einzigen Gruppe zusammen, so hat man mit einer „Reklassifizierungsquote“ von 99.98% zwei morphologisch und genetisch verschiedene Gruppen getrennt. Die eine Gruppe wird aufgrund morphologischer Ähnlichkeit als *D. hyalina* bezeichnet, die andere als *Dg*₁-Untergruppe von *D. galeata*.

Tab. 3.1.4 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse im Seeleitensee. Kanonische Diskriminanzfunktionen gewichtet nach Gruppen-Centroiden; mit * ist der Werte markiert, der auf Funktion 1 die einzelnen Gruppen trennt; N: Anzahl kategorisierter Tiere pro Gruppe; *hyalina*14/15/17/19: verschiedene Phänotypen von *D. hyalina*; *Dg*₁: *D. galeata* (Gruppe1 ohne Helm).

Gruppe	N	Funktion 1
<i>hyalina</i> 14	14	-2.71
<i>hyalina</i> 15	17	-2.69
<i>hyalina</i> 17	99	-2.69
<i>hyalina</i> 19	22	-2.69
<i>Dg</i> ₁	67	24.96*

HARTSEE

Versucht man zunächst eine morphologische Feinauftrennung der *longispina/hyalina*-Gruppe, ordnet adulte Tiere nach acht verschiedenen Phänotypen (11 – 16, 18, 31; Abb. 3.1.1) und führt eine Analyse mit der Allelbesetzung an allen drei Loci (GPI, GOT-1, PGM) als Trennvariable durch, so ist die erste Diskriminanzfunktion signifikant ($p < 0.001$) und trennt eine Gruppe (31) vom Rest. Allerdings ist nur in 20.5% der Fälle die Zuordnung zwischen Morphologie und Genotyp richtig. Der Prozentsatz bleibt deshalb so niedrig, weil innerhalb der Restgruppe zwischen den sieben morphologisch nur leicht verschiedenen Phänotypen 11 – 16, 18 und deren genetischem Phänotyp keine Korrelation besteht. Faßt man dagegen die sieben Phänotypen der Restgruppe zu einer einzigen Gruppe zusammen und wiederholt eine Diskriminanzanalyse mit nunmehr zwei Gruppen, dann ist die erste Funktion signifikant und in 93.3 % der Fälle ist eine Reklassifizierung möglich.

Im folgenden wird die durch die Trennung mit drei Loci gewonnene Restgruppe als eine einheitliche Gruppe, *D. hyalina*, betrachtet, während die deutlich abtrennbare Gruppe mit *D. longispina* bezeichnet werden soll, da diese Tiere (nach Flößner 1972) weder der *D. hyalina*- noch der *D. galeata*-Gruppe eindeutig zugeordnet werden können und s.T. einige *longispina*-typische Merkmale besitzen (s.B. niedrige Crista, große Augen, Kopfform). Die Bezeichnung der Gruppen entspricht mehr oder minder dem Schlüssel von Flößner.

Mit den verschiedenen *galeata*-Typen wurde im Prinzip gleich verfahren und so aus zunächst zehn morphologisch leicht verschiedenen Phänotypen, da Analysen mit den Einzelgruppen zu keiner signifikanten Diskriminanzfunktion führten, drei Gruppen gebildet, um eine eventuelle Sonderstellung der Tiere mit Helm zu erkennen. Typen von zwei der drei Gruppen unterschieden sich im wesentlichen nur durch die Helmbildung (*Dg*₁ mit Helm: 23, 25, 26, 27, 29; *Dg*₁ ohne Helm: 24, 28, 30; Abb. 3.1.1) während die dritte Gruppe (*Dg*₂: 21, 22, Abb. 3.1.1) sich morphologisch stärker unterschied.

D. cucullata-Typen (Typ 3, Abb. 3.1.1) konnten immer eindeutig klassifiziert werden, deshalb wurden für diese Art keine eigenen Analysen durchgeführt.

Wenn die drei *galeata*-Gruppen, *D. cucullata*, *D. hyalina* und *D. longispina* in eine gemeinsame Analyse einbezogen werden, um die Stellung der Tiere mit einem Helm im Vergleich zu den anderen Daphniengruppen zu testen (alle drei Loci werden zur Trennung benutzt) erhält man vier signifikante Diskriminanzfunktionen (Tab. 3.1.5).

Tab. 3.1.5 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse im Hartsee. Signifikante Diskriminanzfunktionen bei 1928 kategorisierten Daphnien; p: Irrtumswahrscheinlichkeit.

Funktion	Eigenwert	Prozent kumulierter Varianz	kanonische Korrelation	nach Funktion	Wilks λ	p
				0	0.001	
1	28.819	76.18	0.98	1	0.044	<0.001
2	7.882	97.03	0.94	2	0.393	<0.001
3	0.582	98.57	0.61	3	0.621	<0.001
4	0.347	99.48	0.51	4	0.835	<0.001

Tab. 3.1.6 Ergebnisse der Diskriminanzanalyse im Hartsee. Kanonische Diskriminanzfunktionen gewichtet nach Gruppen-Centroiden; mit * sind die Werte markiert, die auf den verschiedenen Funktionen die einzelnen Gruppen trennen; n: Anzahl kategorisierter Tiere pro Gruppe. $Dg_1 \pm H$: *D. galeata* der Gruppe Dg_1 mit/ohne Helm.

Gruppe	n	Funktion 1	Funktion 2	Funktion 3	Funktion 4
<i>cucullata</i>	147	18.55*	0.99	-0.01	0.02
<i>hyalina</i>	996	-1.99	2.27*	-0.09	-0.20
Dg_2	15	-1.06	-2.39*	8.23*	-1.14*
$Dg_1 + H$	107	-0.32	-3.54*	0.27	-0.92
$Dg_1 - H$	512	-0.85	-4.05*	-0.27	0.05
<i>longispina</i>	151	-1.70	0.57	0.56	1.85*

Die Interpretation wird für jede der Gruppen hauptsächlich auf die Werte bezüglich der Funktionen beschränkt, an denen eine gute Trennung von den anderen Gruppen erkennbar ist: Die erste Funktion trennt *D. cucullata* sehr deutlich von allen anderen Gruppen (Tab. 3.1.6). Die zweite Funktion trennt *D. hyalina* vom Rest, also auch von *D. longispina* und den drei *D. galeata*-Gruppen, die dritte Funktion Dg_2 von allen übrigen Gruppen. Die vierte Funktion trennt insbesondere *D. longispina* von allen restlichen Gruppen. Eine deutliche Trennung der beiden Dg_1 -Gruppen wird dagegen nicht erreicht. Die Gruppen-Centroiden auf der vierten Funktion sind zwar verschieden, jedoch ist der Eigenwert der Funktion so klein, daß die relativ geringen Unterschiede nicht interpretierbar sind. Nach dieser Analyse können insgesamt 86.1% der Fälle entsprechend des genetischen Phänotyps morphologisch

reklassifiziert werden. Faßt man die Gruppen Dg_1 mit und ohne Helm zu einer gemeinsamen Gruppe zusammen und wiederholt die Analyse mit nunmehr fünf Gruppen, so erhöht sich die Anzahl richtig reklassifizierbarer Tiere auf 94.9%.

Aufgrund genetischer Unterschiede an den drei getesteten Enzymloci können also im Hartsee mit Diskriminanzanalysen fünf Daphniengruppen voneinander getrennt werden, die anhand morphologischer Kriterien mehr oder minder gut den Arten *D. cucullata*, *D. hyalina*, *D. longispina* und zwei verschiedenen *D. galeata* - Gruppen, Dg_1 bzw. Dg_2 , zugeordnet werden können.

Von diesen drei untersuchten Seen ist somit im Hartsee die genetische und morphologische Differenzierung am größten. Es können dort fünf in sich mehr oder weniger genetisch und morphologisch homogene Gruppen unterschieden werden: *D. cucullata*, Dg_1 , Dg_2 , *D. hyalina*, *D. longispina*. Im Seeleitensee können zwei morphologisch und genetisch disjunkte Gruppen gebildet werden: *D. galeata* (Dg_1), *D. hyalina*. Im Brunnsee ist mit der gleichen Methode keine morphologische und genetische Feindifferenzierung möglich, alle Typen fallen in eine gemeinsame Gruppe: *D. hyalina*.

Gruppencharakterisierung

Innerhalb der durch die Diskriminanzanalyse aufgetrennten Gruppen wurden an den drei untersuchten Loci teilweise unterschiedliche Allele bzw. Genotypen gefunden, die für die drei Seen kurz dargestellt werden sollen (Tab. 3.1.7):

Versucht man für jede der fünf Gruppen diagnostische Allele oder Genotypen zu finden, so reicht die Kategorisierung allein durch einen Locus in den meisten Fällen nicht aus.

D. hyalina

Im Brunn- und Seeleitensee können die Tiere der *D. hyalina*-Gruppe am GPI-Locus zwei Allele (F, S) tragen und alle durch die Kombination möglichen Genotypen wurden auch gefunden. Im Hartsee war dagegen *D. hyalina* am gleichen Locus für eines der beiden Allele (F) fixiert. Auch am PGM-Locus unterschieden sich die Populationen aus den beiden Seen gebieten: im Brunn- und Seeleitensee findet man vier Allele (F, M_1 , S_1 , S_2), im Hartsee nur drei (F, M_1 , M_2), wobei davon nur zwei Allele (F, M_1) in allen Populationen vorkamen. Am GOT-1-Locus fand ich in allen drei Seen zwei Allele (F, M) und alle Allelkombinationen. Im Gegensatz zur Plöner Situation ist *D. hyalina* am GOT-1-Locus nicht für das 'M'-Allel fixiert. In keinem der drei Seen war es deshalb möglich, morphologisch ähnliche Gruppen anhand ihres GOT-1-Genotyps zu trennen. Wenn gleiche Diskriminanzanalysen wie oben nur mit der Allelbesetzung am GOT-1-Locus als Trennvariable durchgeführt wurden, war innerhalb der durch drei Loci charakterisierten *D. hyalina*-Gruppe keine weitere

Tab. 3.1.7 Genetische Variation verschiedener Gruppen. N: Stichprobengröße; Allelbezeichnung wie in Tab. 3.1.1; D_{g1} , D_{g2} : Untergruppen von *D. galeata*

See	Gruppe	N	Locus	Allele	Genotypen
Brunnsee	<i>D. hyalina</i>	356	GPI	F, S	FF, FS, SS
			GOT-1	F, M	FF, FM, MM
			PGM	F, M ₁ , S ₁ , S ₂	FF, FM ₁ , FS ₁ , FS ₂ , M ₁ M ₁ , M ₁ S ₁ , M ₁ S ₂
Seeleitensee	<i>D. hyalina</i>	162	GPI	F, S	FF, FS, SS
			GOT-1	F, M	FF, FM, MM
			PGM	F, M ₁ , S ₁ , S ₂	FF, FM ₁ , FS ₁ , FS ₂ , M ₁ M ₁ , M ₁ S ₁ , M ₁ S ₂
	<i>D. galeata</i>	67	GPI	F, M	FF, FM
			GOT-1	F, S	FS
			PGM	F, M ₁ , S ₁ , S ₂	M ₁ M ₁ , M ₁ S ₁ , M ₁ S ₂
Hartsee	<i>D. hyalina</i>	996	GPI	F	FF
			GOT-1	F, M	FF, FM, MM
			PGM	F, M ₁ , M ₂	FF, FM ₁ , FM ₂ , M ₁ M ₁ , M ₁ M ₂ , M ₂ M ₂
	<i>D. galeata</i>	619	GPI	F, M	FF, FM
			GOT-1	F, M, S	FS, MS
			PGM	F, M ₁ , S ₁ , S ₂	FF, FS ₁ , FS ₂ , M ₁ M ₁ , M ₁ S ₁ , M ₁ S ₂
	D_{g2}	16	GPI	F ⁺ , F	F ⁺ F, FF
			GOT-1	F	FF
			PGM	F, M ₁ , S ₂	M ₁ M ₁ , FS ₂ , M ₁ S ₂
	<i>D. cucullata</i>	147	GPI	F, M, S	FF, FM, MM, SS
			GOT-1	S	SS
			PGM	M ₂ , S ₁ , S ₂	M ₂ M ₂ , M ₂ S ₁ , M ₂ S ₂ , S ₁ S ₁ , S ₂ S ₂ , S ₁ S ₂
	<i>D. longispina</i>	161	GPI	F	FF
			GOT-1	F, M	FF, FM
			PGM	F, M ₁ , S ₁ , S ₂	FS ₁ , FS ₂ , M ₁ M ₁ , M ₁ S ₁ , M ₁ S ₂

Differenzierung möglich. Für *D. hyalina* typische Allelkombinationen sind im Hartsee am PGM-Locus: M₁M₂, M₂M₂ bzw. FM₂, also Kombinationen mit dem M₂-Allel. Das M₂-Allel kam zwar auch bei *D. cucullata* vor, kennt man aber gleichzeitig den Genotyp am GOT-1-Locus, ist eine eindeutige Trennung der Gruppen möglich, da sich hier die Allelspektren nicht überschneiden. Andere PGM-Genotypen FF, M₁M₁ oder FM₁ können auch in Kombination mit den übrigen Loci nicht eindeutig von anderen Gruppen z.B. *D. longispina* abgetrennt werden, da sich die Allelspektren überschneiden. In manchen Fällen indiziert der GOT-1-MM-Genotyp jedoch die Zugehörigkeit zur *D. hyalina*-Gruppe, da das M-Allel am GOT-1-Locus bei den anderen Daphniengruppen wesentlich seltener war und nie homozygote Tiere für dieses Allel in anderen Gruppen gefunden wurden. Im Seeleitensee ist *D. hyalina* durch den GOT-1-Genotyp mit Kombinationen der Allele 'F' und 'M' eindeutig von der koexistierenden *D. galeata*-Gruppe abgrenzbar.

D. galeata

1) D_{g1} : Diese morphologisch mehr oder minder heterogene Gruppe, deren behelmte Formen

D. cucullata morphologisch stark ähneln, kam von diesen drei Seen hauptsächlich im Hartsee vor. Morphologisch sehr ähnliche Tiere wurden wesentlich seltener auch im Seeleitensee gefunden. Die Allelspektren dieser Gruppe sind in den beiden Seen an zwei der drei untersuchten Loci identisch, nämlich am GPI- und PGM-Locus. Am GOT-1-Locus kamen im Hartsee drei Allele (F, M, S) vor, im Seeleitensee dagegen nur zwei (F, S). Kennzeichnende Allelkombinationen für Tiere der D_{g1} -Gruppe findet man am GOT-1-Locus. Nur Tiere dieser Gruppe tragen am GOT-1-Locus den Genotyp FS oder MS. Innerhalb der D_{g1} -Gruppe ist bei einer Diskriminanzanalyse allein mit dem GOT-1-Locus keine Trennung von darin enthaltenen Untergruppen möglich gewesen. Dies steht im Widerspruch zu den Erwartungen, daß innerhalb der D_{g1} -Gruppe ein Zusammenhang zwischen zwei morphologisch verschiedene Hybridgruppen mit entsprechenden GOT-1-Genotypen 'FS' bzw. 'MS' besteht, wie dies aus einem anderen Gebiet berichtet wurde (Wolf & Mort 1986). Besonders auffallend ist jedoch auch hier, daß alle Tiere dieser Gruppe in beiden Seen heterozygot am GOT-1-Locus waren. Auch am PGM-Locus wurden fast ausschließlich heterozygote Tiere gefunden. Neben der morphologischen Ähnlichkeit mit *D. cucullata* ist besonders die Heterozygotie ein starkes Indiz dafür, daß diese Daphniengruppe Hybridcharakter besitzt. Zudem fand ich in dieser Gruppe an zwei der drei untersuchten Loci ein Allel, das sonst nur bei *D. cucullata* vorkommt: Am GPI-Locus das 'M'-Allel, am GOT-1-Locus das 'S'-Allel. Später wird gezeigt werden (Pkt. 3.1.3), daß diese Gruppe vermutlich ein Hybridisierungsprodukt mit *D. cucullata* ist.

2) D_{g2} : Diese Gruppe kam sehr selten und von den drei Seen nur im Hartsee vor. Am GPI-Locus wurden zwei Allele gefunden, von denen eines (F^+) für diese Gruppe diagnostisch ist. Homozygote Tiere mit dem zweiten F-Allel können jedoch auch in Kombination mit den beiden anderen Loci nicht sicher von den übrigen Gruppen allein anhand des elektrophoretischen Phänotyps getrennt werden. Am GOT-1-Locus waren die Tiere dieser Gruppe für das 'F'-Allel fixiert, während am PGM-Locus vier verschiedene Allele (F, M_1 , S_1 , S_2) gefunden wurden. Fast alle der wenigen getesteten Tiere waren am PGM-Locus heterozygot.

D. cucullata

D. cucullata wurde nur in einem dieser drei Seen, im Hartsee, gefunden. Am GPI-Locus kamen drei verschiedene Allele (F, M, S) vor und es wurden vier der sechs möglichen Genotypen gefunden. Am GOT-1-Locus war die Population für ein Allel (S) fixiert. Am PGM-Locus fand ich drei verschiedene Allele (M_2 , S_1 , S_2) und alle daraus möglichen Allelkombinationen. Tiere der *D. cucullata*-Gruppe sind stets eindeutig an GOT-1-Locus zu erkennen, da sie für das S-Allel fixiert sind. Aber auch am PGM-Locus sind einige Allelkombinationen für diese Gruppe charakteristisch z.B. S_1S_2 , M_2S_1 , M_2S_2 .

D. longispina

Auch diese Gruppe wurde nur im Hartsee gefunden. Am GPI-Locus ist sie für das gleiche Allel (F) wie *D. hyalina* fixiert. Auch am GOT-1-Locus wurden dieselben Allele (F, M) wie für *D. hyalina* gefunden, jedoch war eines der beiden Allele (M) hier wesentlich seltener. Am PGM-Locus wurden wie bei den beiden *galeata*-Gruppen vier verschiedene Allele (F, M₁, S₁, S₂) gefunden. Die Zugehörigkeit eines Tieres zur *D. longispina*-Gruppe ist anhand der darin vorkommenden Genotypen nicht eindeutig zu erkennen. Nur durch den Ausschluß der anderen Gruppen, die teilweise an spezifischen Allelen oder Genotypkombinationen erkannt werden, ist in einigen Fällen ein Rückschluß möglich.

Für den Hartsee, in dem sowohl die morphologische als auch genetische Variabilität am größten war und alle der unterscheidbaren Gruppen vorkamen, wurden für jede der durch die Diskriminanzanalysen trennbaren Daphniengruppen Heterozygotiewerte bestimmt (Tab. 3.1.8), um Hinweise für Hybridgruppen zu erhalten.

Tab. 3.1.8 Genetische Variabilität verschiedener „Arten“ im Hartsee, Allelbezeichnung wie in Tab. 2. H_O : beobachtete Heterozygotie; H_e : nach Hardy-Weinberg erwartete Heterozygotie; $\bar{H}_O$: mittlere beobachtete Heterozygotie; $\bar{H}_e$: mittlere erwartete Heterozygotie (jeweils über drei Loci).

Gruppe	Locus	H_O	$\bar{H}_O$	H_e	$\bar{H}_e$
<i>D. hyalina</i>	GPI	0		0	
	GOT-1	0.47	0.25	0.50	0.26
	PGM	0.29		0.27	
<i>D. galeata</i> <i>Dg₁</i>	GPI	0.77		0.48	
	GOT-1	1.00	0.91	0.62	0.58
	PGM	0.95		0.64	
<i>Dg₂</i>	GPI	0.50		0.44	
	GOT-1	0	0.47	0	0.33
	PGM	0.90		0.54	
<i>D. longispina</i>	GPI	0		0	
	GOT-1	0.22	0.26	0.20	0.25
	PGM	0.57		0.54	
<i>D. cucullata</i>	GPI	0.71		0.48	
	GOT-1	0	0.48	0	0.34
	PGM	0.74		0.55	

Diese Werte belegen, daß die eine der beiden *D. galeata*-Gruppen, *Dg₁*, nicht nur am GOT-1-Locus, für den alle Tiere heterozygot sind, sondern über alle drei untersuchten Loci sehr hohe Heterozygotie-Werte besitzt ($\bar{H}_O = 0.91$), die deutlich über dem Erwartungswert ($\bar{H}_e$

= 0.58) liegen. Später (s. Pkt. 3.1.3) werden weitere Hinweise besprochen, die die These unterstützen, daß diese *D. galeata* - Gruppe, *Dg₁*, vermutlich ein Hybridisierungsprodukt mit *D. cucullata* ist. Auch die andere der beiden *D. galeata*-Gruppen besitzt zumindest am PGM-Locus einen auffallend hohen Heterozygotiewert ($H_0 = 0.90$), der ebenfalls weit über der Hardy-Weinberg-Erwartung liegt. Dies ist ein Indiz dafür, daß auch bei dieser Gruppe Introgression stattgefunden haben könnte. Bei den anderen Daphniengruppen liegen die Heterozygotie-Werte, über drei Loci gemittelt, teils im Bereich der bereits bekannten Literaturwerte für Daphnien, teils höher aufgrund der geringen Anzahl von einbezogenen Loci.

3.1.2.4 Geographische Verbreitung verschiedener Daphnienarten, deren genetischer Polymorphismus und Morphologie

Anschließend wurden die Daphnien, die in anderen Seen gefangen worden waren, entsprechend der durch die Diskriminanzanalyse erhaltenen Einteilung, fünf morphologisch verschiedenen Gruppen zugeordnet: *D. cucullata*, *Dg₁*, *Dg₂*, *D. hyalina*, *D. longispina*. Dies war gleichzeitig der Ausgangspunkt für die darauffolgenden Untersuchungen hinsichtlich der Populationsstruktur der verschiedenen Gruppen, bsw. bezüglich der Verwandtschaftsbeziehungen der Gruppen zueinander. Es ergab sich das in Tab. 3.1.9 ersichtliche Verbreitungsmuster. Für die Seen, aus denen nur selten Plankton gefangen wurde, können keine Angaben gemacht werden, ob nicht zu anderen Zeitpunkten weitere Daphnienarten vorkommen.

Tab. 3.1.9 Geographische Verbreitung verschiedener Daphniengruppen. + kommt vor; - kommt nicht vor; (+) kommt selten vor; (?) kommt vielleicht vor (See wurde zu selten untersucht); *Dg₁*, *Dg₂*: Untergruppen von *D. galeata*

See/Gruppe	<i>D. cucullata</i>	<i>Dg₁</i>	<i>Dg₂</i>	<i>D. hyalina</i>	<i>D. longispina</i>
Bansee	+	-	-	-	-
Brunnsee	-	-	-	+	-
Griessee	+	-	-	-	-
Hartsee	+	+	(+)	+	(+)
Jägersee	-	-	-	(+)	-
Klostersee	+	+	-	+	-
Langenbürgner See	+	+	(?)	+	(?)
Mittersee	-	(+)	-	(+)	-
Obinger See	+	+	(?)	(+)	+
Pelhamer See	+	+	(+)	+	(+)
Seeleitensee	-	(+)	-	+	-

Ein Überblick über die Allelspektren an den drei untersuchten Loci soll für die einzelnen Gruppen in den verschiedenen Seen mit Tab. 3.1.10 verschafft werden. Im Prinzip ähneln

sich die Allelspektren der einzelnen Gruppen in den verschiedenen untersuchten Seen stark, sodaß bereits bei der Gruppencharakterisierung in den drei hauptsächlich untersuchten Seen Brunnsee, Hartsee, Seeleitensee, die wesentlichen Punkte in Bezug auf die Unterscheidung der einzelnen Gruppen erfaßt wurden. An dieser Stelle sollen deshalb nur kurz die wichtigsten Unterschiede bezüglich der Allelspektren hervorgehoben werden. Die Populationsstrukturen der einzelnen Populationen werden in den sich anschließenden Abschnitten wesentlich genauer verglichen.

In allen Gruppen ist die Differenzierung am PGM-Locus am stärksten. Hier werden die meisten Allele gefunden und innerhalb der einzelnen Gruppen sind die Allelspektren häufig leicht verschieden. Nur bei Populationen von *D. cucullata* werden in allen untersuchten Seen (bis auf den Bansee, für den keine Werte vorliegen, da die Tiere zu Beginn der Untersuchung gesammelt wurden und damals das PGM-Enzym noch nicht angefärbt wurde) immer die drei gleichen Allele (M_2 , S_1 , S_2) gefunden. Populationen der *D. galeata*-Gruppe, Dg_1 , besitzen drei Allele (M_1 , S_1 , S_2) gemeinsam, während ein viertes (F) selten ist und nur in drei Seen (Hartsee, Klostersee, Langenbürgner See) gefunden wurde. Ein fünftes Allel (M_2) kam bei der Gruppe Dg_1 nur im Obinger See vor. In der Dg_2 -Gruppe wurden maximal drei verschiedene Allele (F, M_1 , S_2) am PGM-Locus gefunden (Tab. 3.1.8). Da nur sehr wenige Tiere aus dieser Gruppe gefangen wurden, könnte die Heterogenität am PGM-Locus durch die geringe Stichprobengröße verursacht worden sein.

In Populationen von *D. hyalina* unterschieden sich die Allelspektren in den beiden Seengebieten um Eggstätt bzw. Seeon. Das M_2 -Allel wurde außer im Obinger See nur in den Seen um Eggstätt (Hartsee, Pelhamer See, Langenbürgner See) gefunden. Dafür fehlten in den Seen um Eggstätt die beiden S-Allele (S_1 , S_2), die stets im Brunnsee, Klostersee, Obinger See und Seeleitensee gefunden wurden. Das F-Allel fehlte im Obinger See und Pelhamer See, sowie im Jägersee bzw. Mittersee, aus denen allerdings nur wenige Tiere untersucht wurden. Von *D. longispina* wurden ebenfalls nur kleine Stichproben untersucht, so daß das heterogene Muster sowie die relativ hohe Heterozygotie am PGM-Locus nicht überinterpretiert werden darf. Auffallend ist jedoch, daß auch in dieser Gruppe das M_2 -Allel am PGM-Locus nur im Obinger See gefunden wurde.

An den übrigen beiden Loci GPI und GOT-1 waren die Allelspektren bei den einzelnen Gruppen in den verschiedenen Seen meist wesentlich homogener. Ausnahmen sind am GPI-Locus bei *D. cucullata* die Population aus dem Bansee, in dem alle Tiere für ein Allel (M) fixiert waren, während alle anderen *D. cucullata*-Populationen zumeist drei Allele besitzen. Diese Banseepopulation ist allerdings auch in morphologischer Hinsicht ein Sonderfall: Es wurden nie ausgeprägte Helme beobachtet, ältere Autoren bezeichnen diese Form als *mesocephal* (Aurich 1933). Bei Populationen von *D. hyalina* waren die Allelspektren am GPI-Locus in jeweils gleichen Seengebiet zwar identisch, jedoch zwischen den Gebieten

Tab. 3.1.10 Allelspektren der fünf hauptsächlichen Daphniengruppen. Allelbezeichnung wie in Tab. 3.1.1; + kommt vor; – kommt nicht vor.

	GPI				GOT-1				PGM				
	F ⁺	F	M	S	F	M	S		F	M ₁	M ₂	S ₁	S ₂
<i>D. cucullata</i>													
Bansee	–	–	+	–	–	–	+		keine Angaben				
Griessee	–	+	+	+	–	–	+		keine Angaben				
Hartsee	–	+	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	+
Klostersee	–	+	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	+
Langenbürgner See	–	+	+	–	–	–	+	–	–	+	+	+	+
Obinger See	–	+	+	+	–	–	+	–	–	+	+	+	+
<i>D. galeata (Dg₁)</i>													
Hartsee	–	+	+	–	+	+	+	+	+	–	+	+	+
Klostersee	–	+	+	–	+	–	+	+	+	–	+	+	+
Langenbürgner See	–	+	+	–	+	+	+	+	+	–	+	+	+
Obinger See	–	+	+	–	+	–	+	–	+	+	+	+	+
Pelhamer See	–	+	+	–	+	–	+	–	+	–	+	+	+
Seeleitensee	–	+	+	–	+	–	+	–	+	–	+	+	+
<i>D. galeata (Dg₂)</i>													
Hartsee	+	+	–	–	+	–	–	+	+	–	–	+	+
Obinger See	+	+	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	–
Pelhamer See	+	+	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+
<i>D. hyalina</i>													
Brunnsee	–	+	–	+	+	+	–	+	+	–	+	+	+
Hartsee	–	+	–	–	+	+	–	+	+	+	–	–	–
Jägersee	–	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
Klostersee	–	+	–	+	+	+	–	+	+	–	–	+	+
Langenbürgner See	–	+	–	–	+	+	–	+	+	+	–	–	–
Mittersee	–	+	–	+	+	+	–	+	+	–	–	–	+
Obinger See	–	+	–	+	+	+	–	–	+	+	+	+	+
Pelhamer See	–	+	–	–	+	+	–	–	+	+	–	–	–
Seeleitensee	–	+	–	+	+	+	–	+	+	–	–	+	+
<i>D. longispina</i>													
Hartsee	–	+	–	–	+	+	–	+	+	–	+	+	+
Langenbürgner See	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+
Obinger See	–	+	–	–	+	+	–	–	+	+	+	+	–
Pelhamer See	–	+	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+

bestanden wieder Unterschiede: In den Seen um Eggstätt (Hartsee, Langenbürgner See, Pelhamer See) waren alle Tiere für ein Allel (F) fixiert, während die Populationen aus den Seen um Seoon (Brunnsee, Jägersee, Klostersee, Mittersee, Obinger See, Seeleitensee) polymorph für zwei Allele (F, S) waren. Am GOT-1-Locus fiel in der *Dg*₁-Gruppe auf, daß das M-Allel nur in zwei Seen aus dem Eggstätter Gebiet (Hartsee, Langenbürgner See) vorkam. Ein F- und S-Allel wurde jedoch in allen Seen gefunden. Populationen von *D. hyalina* waren in allen Seen für die beiden gleichen Allele (F, M) am GOT-1-Locus polymorph. In der *D. longispina*-Gruppe waren die Unterschiede am GOT-1-Locus vermutlich wieder ein Stichprobenartefakt. An diesem Locus wurden teilweise zwei Allele (F, M) gefunden, teilweise waren die Populationen für das F-Allel fixiert.

Nachdem Daphnien aus mehreren Seen morphologisch und elektrophoretisch untersucht worden waren, führte die Kombination beider Parameter zu einem „Daphnienkatalog“. Aus der Formenfülle sind in Abb. 3.1.2, 3.1.3 und 3.1.4 nur einige Beispiele für unterschiedliche Typen aus verschiedenen Seen dargestellt. Wesentliche morphologische Unterschiede der fünf verschiedenen Daphniengruppen seien im folgenden an einigen Beispielen besprochen.

D. cucullata (Abb. 3.1.2 C)

Tiere der *D. cucullata*-Gruppe können besonders gut an der Ausprägung des Rostrums erkannt werden. Das Rostrum ist kurz und abgerundet. Nur bei dieser Daphniengruppe reichen die ersten Antennen bis zur Rostrumspitze, wobei die Fühlborsten (Ästhetasken) über die Rostrumsspitze hinausragen. Das Naupliusauge ist meist unpigmentiert, selten kann auch eine schwache Pigmentierung gefunden werden. Tiere werden außer im Winter meist mit unterschiedlich hohem zugespitzten Helm gefunden.

D. galeata (Abb. 3.1.2 und Abb. 3.1.3)

1) *Dg*₁ (Abb. 3.1.2 A, B): Diese Gruppe ist morphologisch relativ heterogen. Tiere, die morphologisch in diese Gruppe fallen, erkennt man am besten an der Ausprägung des Rostrums. Es ist meist abgerundet und länger als bei *D. cucullata*. Im Gegensatz zu *D. cucullata* reichen die Fühlborstchen nicht über das Rostrumende hinaus. Die Enden der ersten Antennen bilden meist einen deutlichen Absatz zum Rostrumende, der relativ kurz ist. Das Kopfprofil ist an der Stirnseite schwach konkav. Die meisten Tiere dieser Gruppe bilden zumindest in den Sommermonaten einen Helm aus. Der Helm kann unterschiedlich hoch und entweder rund oder zugespitzt sein (Abb. 3.1.2 B). Bei alten Tieren dieser Gruppe fehlt meistens ein Helm. In manchen Seen, wie im Seeleitensee, werden nie Tiere mit einem Helm gefunden. Das Naupliusauge ist immer, jedoch unterschiedlich stark pigmentiert. Tiere dieser Gruppe ähneln in ihrer Morphologie stets den Formen einer anderen koexistierenden „Art“. Vom gesamten Habitus sind sie *D. cucullata* sehr ähnlich.

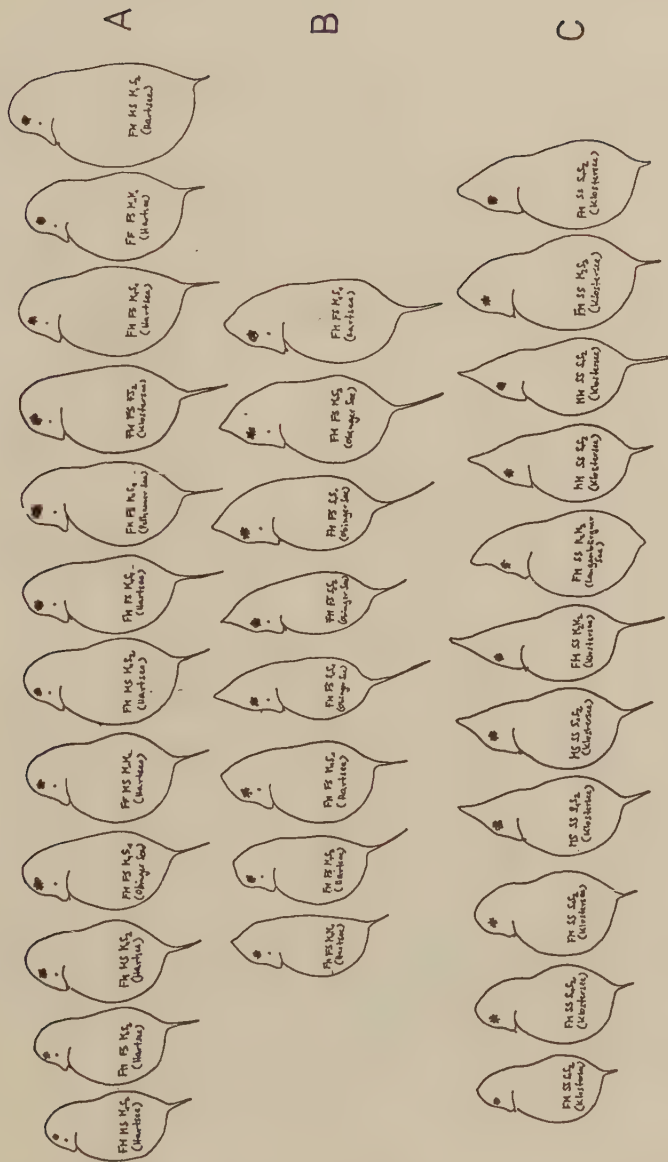


Abb. 3.1.2 Morphologische Variation bei *Dg₁* (Untergruppe von *D. galeata*) und *D. cucullata* aus verschiedenen Seen. Buchstabenkombinationen: elektrophoretisch bestimmter Genotyp bzgl. dreier Enzymloci (GPI, GOT-1, PGM; z.B.: FM MS M_1S_2 : FM-Genotyp am GPI-Locus; MS-Genotyp am GOT-Locus; M_1S_2 -Genotyp am PGM-Locus). (A) Morphologische Varianten von *Dg₁* ohne Helm (1. Reihe); (B) *Dg₁* mit Helm (2. Reihe); (C) *D. cucullata* mit unterschiedlich ausgeprägtem Helm (3. Reihe).

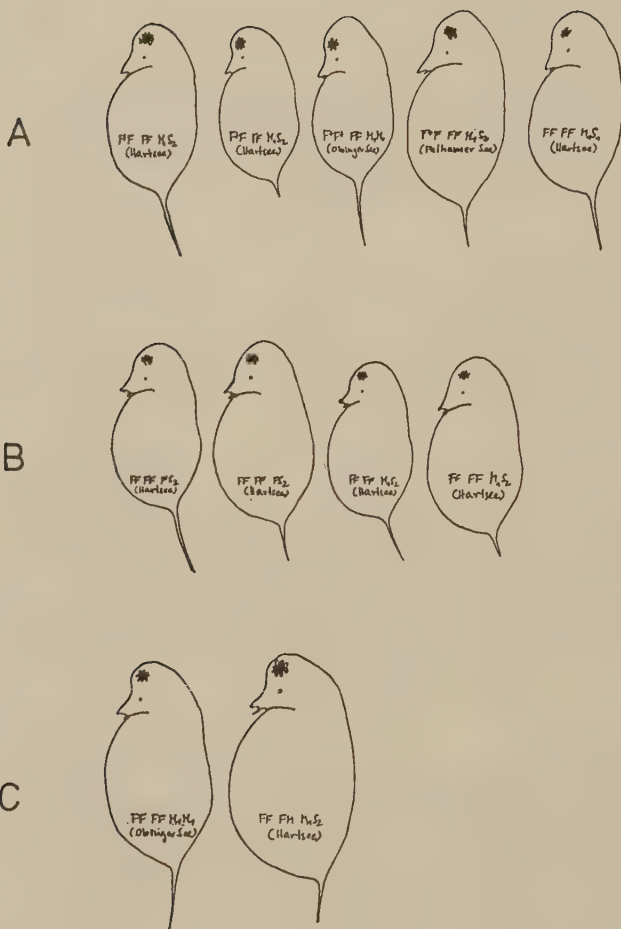


Abb. 3.1.3 Morphologische Varianten von seltenen Daphnientypen aus verschiedenen Seen. Morphologische Varianten von (A) *Dg2*, teilweise mit Helmansatz (Zuordnung des letzten Tieres ist unsicher (1. Reihe); (B) Tieren aus dem Hartsee, die *D. hyalina* ähnlich sind, jedoch bzgl. PGM von allen anderen Individuen von *D. hyalina* abweichen. Sie wurden vorerst zu „*D. longispina*“ (als Überbegriff) zugeordnet (2. Reihe); (C) „*D. longispina*“ (3. Reihe). Buchstabenkombination wie in Abb. 3.1.2.



Abb. 3.1.4 Morphologische Varianten von *D. hyalina* aus verschiedenen Seen. Buchstabenkombination wie in Abb. 3.1.2.

2) *Dg₂* (Abb. 3.1.3 A): Tiere dieser Gruppe erkennt man am unregelmäßig geformten Kopf. Am Ansatz der Antennenmuskeln ist er meist eingebuchtet. Das Rostrumende ist länger ausgezogen als bei der *Dg₁*-Gruppe und spitzer. Der Absatz zwischen Rostrumende und Enden der ersten Antennen ist relativ lang. Tiere dieser Gruppe haben keinen zugespitzten Helm. Der Oberkopf kann jedoch stark erhöht sein. Im Verhältnis zur gesamten Körperlänge ist der Kopf relativ groß und oft ventral zur Körperlängsachse geneigt. Das Naupliusauge ist stets deutlich pigmentiert.

D. hyalina (Abb. 3.1.4):

Kennzeichnend für diese Gruppe ist das mehr oder minder spitze Rostrum. Die Enden der ersten Antennen erreichen das Rostrumende nie. Die Stirnlinie kann gerade, aber auch mehr oder minder stark konkav eingebuchtet sein. Der Kopfunterrand ist bei manchen Exemplaren gerade, bei anderen konkav. Teilweise ist der Kopfunterrand an der Stelle der Enden der ersten Antennen (Pronotum) konvex ausgebuchtet. Tiere dieser Gruppe bilden nie einen Helm aus. Der Kopfberrand ist gleichmäßig gerundet. Die höchste Stelle des Kopfes befindet sich in der Körperlängsachse. Das Naupliusauge ist stets deutlich pigmentiert.

D. longispina (Abb. 3.1.3):

Diese Gruppe ist morphologisch relativ heterogen. Es wurden Tiere eingerechnet, die morphologisch in keine der anderen Gruppen passen und viele Gemeinsamkeiten mit Tieren besitzen, die nach Flößner (1972) als *D. longispina* bezeichnet werden. Tiere aus einem von zwei Typenkreisen (Abb. 3.1.3 C) wirken äußerlich robuster als die zuvor beschriebenen Typen. Das Rostrum ist auch hier spitz. Die Stirnlinie ist meistens stark konkav eingebuchtet. Eine Helmbildung wird bei adulten Tieren nicht beobachtet. Der höchste Kopfpunkt liegt vor der Körperlängsachse. Der Kopf ist nach hinten leicht abgeschrägt. Die Cresta der Tiere ist niedrig, die Komplexaugen sehr groß. Der Carapax ist häufig weniger durchsichtig als in den vorher beschriebenen Gruppen. Das Naupliusauge ist stets deutlich pigmentiert. In den zweiten Typenkreis (Abb. 3.1.3 B) wurden Tiere eingeordnet, deren besonderes Kennzeichen eine Rostrumspitze ist, die nach oben „stupsnasenförmig“ ausgerichtet ist. Die Tiere ähneln im übrigen Tieren, die der *D. hyalina*-Gruppe zugerechnet wurden.

3.1.2.5 Populationsstruktur der Daphniengruppen

Im folgenden sollen vier der fünf durch die Diskriminanzanalyse erhaltenen Gruppen näher genetisch charakterisiert werden. Die Gruppe *Dg₂* kann aufgrund der kleinen Stichprobe nicht in die sich anschließenden Analysen einbezogen werden. Für *D. longispina* liegen Daten nur von einer Population vor. Deshalb kann diese Gruppe nur hinsichtlich der Verwandtschaftsbeziehungen mit in die Analysen einbezogen werden. Die Populationsstruktur kann

somit nur für drei der fünf Daphniengruppen näher beschrieben werden, während Verwandtschaftsbeziehungen bzw. genetische Distanzen zwischen vier der fünf Gruppen abgeschätzt werden können.

Einen Einblick in die genetische Struktur verschiedener Populationen erhält man mit den F-Statistiken von Wright (Weir & Cockerham 1984). F_{ST} -Werte sind ein Maß für die Differenzierung der Allelfrequenzen zwischen einer Anzahl (N) isolierter Subpopulationen. F_{ST} -Werte schwanken zwischen 0 und 1; 0 bedeutet Identität der Subpopulationen, 1 maximale Unterschiedlichkeit (verschiedene Allele).

F_{IS} , bzw. F_{IT} , sind Maße für die Abweichung der tatsächlichen Allelkombinationen von Hardy-Weinberg-Proportionen, die bei einzelnen Individuen (I) einer Subpopulation (S) bzw. der Gesamtpopulation (T; es gilt $\sum_{i=1}^N S_i = T$) gefunden werden. In beiden Fällen wird also die Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen gemessen, wobei jedoch in einem Fall (F_{IS}) der Bezugspunkt eine Subpopulation, im anderen Fall (F_{IT}) die Gesamtpopulation ist. Negative Werte bedeuten jeweils einen Überschuss an heterozygoten, positive einen Überschuss an homozygoten Individuen. Zwischen den drei F-Werten besteht folgender Zusammenhang:

$$1 - F_{IT} = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$$

D. hyalina

Besieht man pro See je eine Stichprobe der Populationen von *D. hyalina* aus den neun untersuchten Seen (Brunnsee, Hartsee, Klostersee, Langenbürgner See, Jägersee, Mittersee, Obinger See, Pelhamer See, Seeleitensee) in die Berechnung der F-Statistiken ein, so erhält man F_{ST} -Werte zwischen 0.150 und 0.217 für die drei Loci einzeln, bzw. einen Gesamtschätzwert von $F_{ST} = 0.167$ über drei Loci (Tab. 3.1.11). Die genetische Differenzierung ist am GPI-Locus verständlicherweise am größten, da einige der Populationen für ein Allel fixiert, andere aber polymorph sind (s. Pkt. 3.1.2.4, Tab. 3.1.10). Besonders deutlich wird beim Vergleich der F_{IS} -Werte, daß außer am GPI-Locus, Abweichungen von Hardy-Weinberg im

Tab. 3.1.11 Genetische Differenzierung bei *D. hyalina*. N = Anzahl der Populationen; F_{IT} , F_{IS} : Maß für die Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen bezogen auf die Gesamtpopulation, bzw. gemittelt über alle Subpopulationen; F_{ST} : Maß für genetische Differenzierung zwischen Populationen; s = Standardfehler

Locus	N	F_{IT}		F_{IS}		F_{ST}	
			s		s		s
GPI	9	0.130	0.169	-0.111	0.033	0.217	0.143
GOT-1	9	0.155	0.096	0.005	0.049	0.151	0.079
PGM	9	0.148	0.083	-0.002	0.045	0.150	0.100
Σ	9	0.146	0.069	-0.025	0.013	0.167	0.060

Mittel, über alle Subpopulationen betrachtet, klein sind. Ein negatives Vorzeichen am GPI-Locus verdeutlicht gleichzeitig einen Überschuß an heterozygoten Tieren. Der Vergleich von F_{IT} und F_{IS} zeigt, daß die einzelnen Subpopulationen im Mittel weniger von Hardy-Weinberg-Proportionen abweichen, als die aus allen Subpopulationen gebildete Gesamtpopulation. Das bedeutet, daß eine Subpopulationen einzeln betrachtet, einen homogeneren Genpool bildet, als die künstlich zusammengefügte Gesamtpopulation.

D. galeata (Dg_1)

Die sechs untersuchten Populationen aus dem Hartsee, Klostersee, Langenbürgner See, Obinger See, Pelhamer See und Seeleitensee sind sich am GPI- und GOT-1-Locus genetisch sehr ähnlich. Etwas stärker sind sie am PGM-Locus differenziert. Die F_{ST} -Werte sind über die drei untersuchten Loci mit 0.076 klein (Tab. 3.1.12). Alle F_{IS} -Werte sind negativ und ihr absoluter Betrag sehr groß ($F_{IS} = -0.547$, über drei Loci berechnet). Das bedeutet, daß die Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen an jedem Locus sehr groß ist und stets ein Überschuß an heterozygoten Tieren besteht. Die Gesamtschätzwerte über drei Loci zeigen, daß die Subpopulationen im Mittel in etwa gleich stark von Hardy-Weinberg-Proportionen abweichen wie die künstliche Gesamtpopulation.

Tab. 3.1.12 Genetische Differenzierung bei *D. galeata* (Dg_1). N = Anzahl der Populationen; F_{IT} , F_{IS} : Maß für die Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen bezogen auf die Gesamtpopulation, bzw. gemittelt über alle Subpopulationen; F_{ST} : Maß für genetische Differenzierung zwischen Populationen; s = Standardfehler.

Locus	N	F_{IT}	s	F_{IS}	s	F_{ST}	s
GPI	6	-0.580	0.125	-0.614	0.104	0.021	0.024
GOT-1	6	-0.578	0.060	-0.629	0.112	0.031	0.042
PGM	6	-0.205	0.410	-0.416	0.348	0.149	0.116
Σ	6	-0.430	0.195	-0.547	0.111	0.076	0.069

D. cucullata

Bei *D. cucullata* unterscheiden sich in den untersuchten Populationen aus dem Griessee, Klostersee, Langenbürgner See, Obinger See und Pelhamer See, die Allelfrequenzen an beiden polymorphen Loci. Die Populationen sind dabei am PGM-Locus stärker als am GPI-Locus differenziert (F_{ST} , Tab. 3.1.13). Negative F_{IS} -Werte am GPI-Locus markieren einen Heterozygotenüberschuß. Weder am GPI- noch am PGM-Locus sind die Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen über alle Subpopulationen gemittelt signifikant. Der Standardfehler ist jedoch sehr hoch. Das bedeutet, daß die Abweichungen in einzelnen Subpopulationen stark verschieden sind.

Tab. 3.1.13 Genetische Differenzierung bei *D. cucullata*. N = Anzahl der Populationen; F_{IT} , F_{IS} : Maß für die Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen bezogen auf die Gesamtpopulation, bzw. gemittelt über alle Subpopulationen; F_{ST} : Maß für genetische Differenzierung zwischen Populationen; s = Standardfehler

Locus	N	F_{IT}	s	F_{IS}	s	F_{ST}	s
GPI	5	-0.136	0.170	-0.322	0.257	0.141	0.076
PGM	5	0.216	0.369	-0.071	0.397	0.268	0.218
Σ	5	0.071	0.296	-0.184	0.299	0.216	0.101

Vergleicht man die drei Arten, so findet man bei *D. hyalina* und *D. cucullata* in etwa vergleichbare F_{ST} -Schätzwerte über drei bzw. zwei Loci ($F_{ST} = 0.167$, bzw. $F_{ST} = 0.216$). Die *D. galeata* (D_{g1}) ist dagegen wesentlich weniger differenziert ($F_{ST} = 0.076$). Während *D. cucullata* und *D. galeata* jeweils am PGM-Locus am stärksten genetisch differenziert sind, ist es bei Populationen von *D. hyalina* der GPI-Locus. Die Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen sind bei D_{g1} an allen drei Loci wesentlich höher als bei einer der beiden anderen Gruppen. Abweichungen von Hardy-Weinberg sind in Populationen von *D. hyalina* am GPI-Locus im Mittel zwar signifikant, jedoch um einiges kleiner als bei Populationen von *D. cucullata*. Wenn innerhalb einer Subpopulation eine signifikante Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen deutlich wurde, so findet man stets ein negatives Vorzeichen, also einen Überschuss an heterozygoten Tieren. Besonders deutlich wird am Ende dieser Analyse, daß wiederum eine der drei hier näher untersuchten Daphniengruppen, nämlich D_{g1} , sich stark von den beiden übrigen Gruppen unterscheidet: Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen sind in dieser Gruppe äußerst drastisch.

3.1.2.6 Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb und zwischen verschiedenen Gruppen

Eine andere Möglichkeit als mit F-Statistiken, genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen darzustellen, besteht darin, die genetischen Distanzen zu bestimmen. Daraus können Dendrogramme konstruiert werden, die die verwandtschaftliche Stellung der einzelnen Gruppen zueinander veranschaulichen. In die folgende Analyse wurden vier von fünf Gruppen einbezogen, die sich in der Diskriminanzanalyse als homogene Gruppen erwiesen hatten, nämlich *D. cucullata*, D_{g1} , *D. hyalina* und *D. longispina*. Die fünfte Gruppe D_{g2} wurde, wie bereits erwähnt, aufgrund der kleinen Stichprobengröße nicht in die Analyse aufgenommen.

Verwandtschaftsdendrogramme

Zunächst wurden genetische Distanzen zwischen verschiedenen Populationen innerhalb jeder der vier durch die Diskriminanzanalyse erhaltenen Gruppen berechnet und anschließend deren Verwandtschaftsbeziehungen zueinander graphisch dargestellt. Darauf wurden sämtliche untersuchte Populationen in eine gemeinsame Analyse einbezogen, um intra- und interspezifische Vergleiche zu ermöglichen.

Als Ähnlichkeitsmaße wurden genetische Abstände mit Allelfrequenzen (nach Nei 1972) an den drei Routine-Loci GPI, GOT-1 und PGM (Tab. 3.1.14) berechnet, um Vergleiche mit Literaturwerten zu erlauben. Für die Verwandtschaftsbeziehungen wurden leicht modifizierte Abstandsmaße verwendet, die mit dem gleichen Algorithmus jedoch mit den Genotypfrequenzen an diesen drei Loci als Ausgangsbasis berechnet wurden. Genetische Abstände, die mit Genotypfrequenzen berechnet werden, erscheinen nämlich bei vorwiegend klonaler Vermehrung geeigneter, genetische Unterschiede darzustellen als die mit Allelfrequenzen, besonders wenn Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen gefunden werden.

Verwandtschaftsdendrogramme wurden mit der Fitch-Margoliash-Methode (Fitch & Margoliash 1967) erstellt. Diese Methode ist für den Fall entwickelt, daß die Populationen durch Drift divergieren, wobei die Strecken zwischen den Aufspaltungen proportional zum Quotienten: Zeit/effektive Populationsgröße sind. Vermutlich spielt in den Populationen, die in dieser Arbeit betrachtet werden, aufgrund der großen Populationsgrößen Drift keine Rolle. Vielmehr sind vermutlich Faktoren wie Selektion, Sexualität und Austausch zwischen Populationen die Ursache für genetische Differenzierung zwischen Populationen. Auch mit dieser Einschränkung ist die Methode jedoch gut geeignet, Verwandtschaftsbeziehungen zu veranschaulichen. Man muß dabei berücksichtigen, daß alle Dendrogramme, die man mit dieser Methode erhält, zwar die Verwandtschaft zwischen den einzelnen Gruppen beschreibt, jedoch völlig offen läßt, welche der Gruppen phylogenetisch älter ist. Die Winkel zwischen den verschiedenen Aufspaltungen sind in der Zeichnung willkürlich gewählt, um eine übersichtliche Darstellung zu ermöglichen (innerhalb einer Zeichnung sind alle Winkel gleich). Wenn die genetische Ähnlichkeit gleich Null war, wurde ein fiktiver Wert von 99 für die in diesem Fall nicht definierte genetische Distanz eingesetzt, um auch dann Verwandtschaftsbeziehungen abschätzen zu können.

Die der Analyse zugrunde liegenden genetischen Distanzwerte (über drei Loci mit Allelfrequenzen bzw. Genotypfrequenzen, Tab. 3.1.14) liegen bei den Populationen der einzelnen Gruppen im Mittel für *D. hyalina* bei 0.138 ± 0.039 (Standardfehler) bzw. 0.267 ± 0.023 ; für *Dg*₁ bei 0.146 ± 0.020 bzw. 0.332 ± 0.086 und für *D. cucullata* bei 0.134 ± 0.03 bzw. 0.369 ± 0.117 . Zwischen Populationen verschiedener Gruppen ergaben sich Werte für genetische Distanzen von $0.03 \leq D \leq 3.5$ (mit Allelfrequenzen), bzw. $0.9 \leq D \leq 7.6$ (mit Genotypfrequenzen), jeweils über drei Loci berechnet (Tab. 3.1.14).

Tab. 3.1.14 Genetische Distanz zwischen Populationen der verschiedenen Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet, berechnet über drei Enzymloci mit Genotypfrequenzen (unter der Diagonalen) bzw. Allelfrequenzen (über der Diagonalen). 1: *D. hyalina*; 2, 26: *Dg*₁; 3: *D. cucullata*; 31: *D. longispina*; B: Brunnsee; G: Griessee; H: Hartsee; J: Jägersee; K: Klostersee; L: Langenbürgner See; M: Mittersee; O: Obinger See; P: Pelhamer See; S: Seelentensee.

	1S	2S	1L	2L	1K	2K	26K	3K	1J	3O	2O	1O	1M	1P	1B	1H	2H	3H	26H	31H	2L	3G	2P
1S		0.45	0.19	0.40	0.14	0.41	0.41	2.57	0.02	2.41	0.78	0.09	0.01	0.13	0.07	0.13	0.35	2.04	0.32	0.08	1.72	2.12	0.33
2S	1.68		0.46	0.10	0.50	0.31	0.31	0.47	0.32	0.27	0.07	0.27	0.39	0.40	0.28	0.43	0.05	0.49	0.14	0.32	0.40	0.55	0.20
1L	0.39	1.49		0.23	0.31	0.48	0.50	2.57	0.15	2.22	0.56	0.23	0.13	0.04	0.18	0.01	0.31	1.72	0.31	0.19	1.38	3.51	0.47
2L	1.58	0.31	1.43		0.43	0.17	0.18	0.46	0.31	0.51	0.11	0.32	0.23	0.25	0.28	0.24	0.02	0.38	0.04	0.32	0.34	0.60	0.14
1K	0.29	1.91	0.44	1.35		0.21	0.21	2.16	0.15	2.64	0.68	0.10	0.12	0.18	0.07	0.23	0.40	1.55	0.35	0.06	1.34	2.66	0.39
2K	2.03	0.41	1.30	0.47	1.13		0.00	0.50	0.39	0.86	0.34	0.32	0.26	0.37	0.31	0.41	0.16	0.35	0.09	0.27	0.37	0.70	0.12
26K	2.14	0.40	1.40	0.49	1.50	0.00		0.48	0.40	0.85	0.35	0.33	0.37	0.38	0.31	0.43	0.16	0.34	0.09	0.28	0.37	0.62	0.12
3K	6.05	1.52	6.62	2.17	4.80	2.41	2.48		2.26	0.15	0.38	2.07	2.49	2.23	1.98	2.48	0.40	0.03	0.39	2.20	0.09	0.68	0.39
1J	0.09	1.42	0.43	1.23	0.37	1.83	1.94	nd		1.84	0.57	0.04	0.01	0.09	0.04	0.09	0.27	1.85	0.28	0.04	1.51	2.09	0.31
3O	3.64	1.20	5.96	2.85	4.52	3.19	3.14	0.16	4.10		0.76	1.59	2.32	2.60	1.68	2.93	0.40	0.27	0.56	1.94	0.27	0.17	0.59
2O	2.20	0.15	1.63	0.27	1.68	0.77	0.77	1.33	1.91	1.03		0.47	0.67	0.52	0.42	0.57	0.12	0.37	0.22	0.53	0.30	0.47	0.37
1O	0.42	1.37	0.55	0.88	0.22	1.40	1.50	nd	0.22	5.45	1.56		0.06	0.11	0.03	0.15	0.27	1.65	0.29	0.01	1.30	2.31	0.33
1M	0.03	1.59	0.33	1.56	0.27	1.81	1.91	nd	0.05	4.07	2.01	0.35		0.08	0.05	0.08	0.30	1.90	0.28	0.05	1.57	2.33	0.31
1P	0.41	1.59	0.12	1.32	0.34	1.23	1.33	6.02	0.35	5.90	1.57	0.40	0.31		0.10	0.02	0.29	1.47	0.28	0.09	1.11	2.57	0.39
1B	0.14	1.39	0.37	1.13	0.14	1.37	1.45	3.78	0.09	2.46	1.43	0.15	0.09	0.27		0.13	0.27	1.82	0.29	0.03	1.32	1.55	0.36
1H	0.33	1.50	0.03	1.40	0.36	1.26	1.36	8.33	0.35	5.93	1.60	0.45	0.27	0.04	0.30		0.29	1.65	0.28	0.12	1.30	3.20	0.39
2H	2.09	0.15	1.94	0.08	1.92	0.35	0.35	1.90	1.32	2.59	0.33	1.05	1.77	1.84	1.39	1.93		0.36	0.02	0.28	0.33	0.53	0.07
3H	5.74	1.14	5.27	1.41	4.81	1.75	1.71	0.15	5.86	0.45	1.07	5.43	5.83	5.18	5.00	5.28	1.16		0.32	1.64	0.03	0.12	0.35
26H	2.12	0.20	1.80	0.14	1.77	0.18	0.19	1.95	1.71	2.64	0.41	1.50	1.93	1.81	1.66	1.79	0.06	1.19		0.27	0.33	0.56	0.03
31H	0.27	1.45	0.28	1.06	0.11	1.22	1.32	nd	0.23	5.94	1.64	0.09	0.24	0.21	0.13	0.20	1.40	5.30	1.55		1.33	2.73	0.31
3L	nd	0.81	5.10	1.16	nd	1.54	1.46	0.36	nd	0.66	0.98	nd	nd	4.50	nd	7.01	0.91	0.10	0.93	nd		0.14	0.39
3G	6.95	2.48	5.69	3.52	5.73	3.71	2.83	0.32	nd	0.50	2.16	nd	nd	5.10	4.23	7.60	3.25	0.46	3.30	nd	0.33		0.57
2P	2.67	0.25	2.86	0.40	3.05	0.20	0.20	1.89	2.45	2.59	0.67	2.64	2.67	3.27	2.72	2.93	0.17	1.14	0.06	2.63	0.56	3.25	

Mit den Genotypfrequenzen berechnet liegen sie damit zwei bis dreimal höher, als mit den Allelfrequenzen. Die Korrelation beider Abstandsmaße ist dabei sehr hoch ($r = 0.892$, $df = 240$, $p < 0.001$). (Vergleich von Distanzwerten über drei bzw. 22 Enzymloci Pkt. 3.1.3.3).

1) „intraspezifisch“

Es wurden Daphnien der „Arten“ *D. hyalina*, *D. galeata* (Dg_1) und *D. cucullata* aus den Seen, Brunnsee (B), Griessee (G), Hartsee (H), Klostersee (K), Langenbürgner See (L), Obinger See (O), Pelhamer See (P) und Seeleitensee (S), für die genügend Daten vorlagen, in die Analysen einbezogen.

1) *D. hyalina* (Abb. 3.1.5 C)

Jeweils auf einem Ast liegen Populationen von *D. hyalina* aus dem gleichen Seengebiet: a) Seen um Eggstätt H, L, P, b) Seen um Seon O, K, B. Nur der Seeleitensee, der direkt mit dem Brunnsee verbunden ist (Abb. 2.1) und somit zur Seoner Seenplatte gehört, liegt auf einem eigenen Ast, relativ weit entfernt von allen anderen Populationen der Art *D. hyalina*.

2) *D. galeata* (Dg_1 , Abb. 3.1.5 B)

Auch bei dieser Daphniengruppe liegen sich die Populationen am nächsten, die im gleichen Seengebiet vorkommen: a) Seen um Eggstätt L, H, P; b) Seen um Seon K, S mit der Ausnahme der Population aus dem Obinger See: O (der nicht mit den anderen Seen um Seon in Verbindung steht), die auf einen eigenen Ast gesetzt wurde. Behelnte Daphnienformen aus dem Hartsee (H^+) bzw. Klostersee (K^+) unterscheiden sich dabei kaum von unbehelmten Formen (H, K) aus dem gleichen See (s. Diskriminanzanalyse Pkt. 3.1.2.3). Im Obinger See wurde nicht zwischen behelmtten und unbehelmtten Formen unterschieden, da diese am Anfang der Untersuchungen nicht differenziert wurden.

3) *D. cucullata* (Abb. 3.1.5 A)

Wieder findet man, daß die Populationen sich am nächsten stehen, die aus dem gleichen Seengebiet stammen: a) Seen um Eggstätt L, H; b) Seen um Seon K, O mit der Ausnahme der Griessee-Population (G), die sich drastisch von den übrigen aus dem gleichen Gebiet unterscheidet und weit abgetrennt auf einem eigenen Ast liegt.

Bei allen drei Daphniengruppen scheint grundsätzlich die geographische Distanz eine Rolle für die genetische Distanz der Populationen zu spielen. Dies ist ein Indiz dafür, daß gelegentlich Austauschprozesse zwischen Seen stattfinden. Die zum Teil beobachteten Ausnahmen könnten auf unterschiedlichen Selektionseinflüssen in zum Teil direkt benachbarten Seen beruhen. Beispiele: a) bei *D. hyalina* die Platzierung der Population aus dem Seeleitensee, der direkt mit dem Brunnsee in Verbindung steht sowie die Populationen aus dem Hartsee und Langenbürgner See, die geographisch weiter entfernt aber genetisch einander ähnlicher sind als die Populationen aus den direkt benachbarten Seen Hartsee und Pelhamer See (Abb. 2.1); b) bei *D. galeata* die Population aus dem Obinger See; c) bei *D. cucullata* die Population aus dem Griessee.

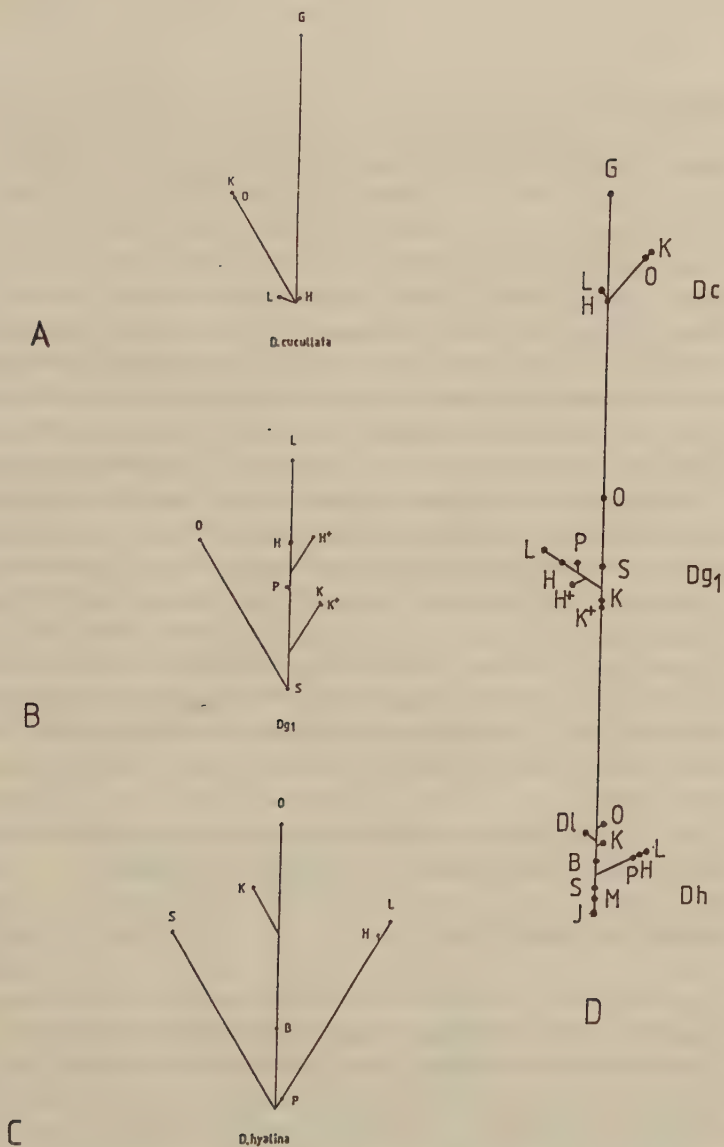


Abb. 3.1.5 Verwandtschafts dendrogramme basierend auf genetische Abstandsmaße mit Genotypfrequenzen für verschiedene Populationen von *D. cucullata* (A); *Dg₁* (B); *D. hyalina* (C) und zwischen taxonomisch verschiedenen Gruppen (D) in den Seen des Untersuchungsgebiets. Dc: *D. cucullata*; *Dg₁*: Untergruppe 1 von *D. galeata*; Dh: *D. hyalina*; Dl: *D. longispina* aus dem Hartsee; sonstige Abkürzungen s. Text.

II) „interspezifisch“

Sucht man nach Verwandtschaftsbeziehungen der drei Daphniengruppen zueinander und schließt Daphnienpopulationen aus dem Mittersee (M), Jägersee (J) sowie die *D. longispina* - Gruppe aus dem Hartsee (DII) in eine gemeinsame Analyse ein, so wird die *longispina* - Gruppe dicht zum *hyalina* - Cluster platziert, in die Nachbarschaft der Population aus dem Obinger See. Die *galeata* - Gruppe liegt genau in der Mitte zwischen dem *hyalina*- und *cucullata*- Cluster, wobei die *galeata* - Population aus dem Obinger See mehr in die Nähe des *cucullata* - Clusters gesetzt wird (Abb. 3.1.5 D). *D. hyalina*-Populationen aus dem Mitter- und Jägersee sind der Population aus dem direkt benachbarten Seeleitensee sehr ähnlich.

Wenn man also die genetische Ähnlichkeit (mit Genotypfrequenzen) über drei Enzym-Loci bestimmt, scheint es, als sei die *D. galeata*-Gruppe (Dg_1) etwa gleich eng mit der *D. cucullata*, *D. hyalina* und *D. longispina*-Gruppe „verwandt“. Dabei wird eingeräumt, daß genetische Ähnlichkeitsmaße, die auf so wenigen Loci basieren, nur grobe Schätzwerte darstellen können. Die intermediäre Stellung der Dg_1 -Gruppe, deren hohe Heterozygotiewerte sowie die starken Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen sind deutliche Indizien dafür, daß diese Gruppe eine Hybridgruppe ist. Die intermediäre Stellung zwischen *D. cucullata* und *D. hyalina* bzw. *D. longispina* legt nahe, daß jeweils *D. cucullata* eine der beiden Elternarten ist. Der andere Partner könnte aus der *D. hyalina* oder *D. longispina*-Gruppe stammen, die sich in der drei-Locus-Analyse sehr nahe stehen, aber auch aus der nicht einbezogenen Dg_2 -Gruppe. Nach dieser Analyse kann keine eindeutige Zuordnung gemacht werden.

Bei allen drei Arten wurde die genetische Ähnlichkeit der geographisch benachbarten Populationen aus dem Langenbürgner See, Hartsee und Felhamer See deutlich.

3.1.3 Untersuchungen an Klonen

Nach den drei-Locus-Analysen sind vor allem die Stellung der *D. longispina*- und Dg_1 -Gruppe unklar geblieben. Die DII-Gruppe scheint in enger verwandtschaftlicher Beziehung zu *D. hyalina* zu stehen während die Dg_1 -Gruppe Hybridcharakter zu haben scheint. Es ist jedoch anhand der wenigen untersuchten Loci nicht klar geworden wie aussagekräftig die Stellung zu einer der übrigen untersuchten Gruppen wirklich ist. Möglicherweise ist auch innerhalb der bisher gewonnenen Gruppen eine weitere Feindifferenzierung erkennbar, wenn mehr genetische Information ausgewertet werden kann. So könnte beispielsweise deutlich werden, daß innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe tatsächlich eine Hybridgruppe verborgen ist, wie es die bereits angesprochenen Arbeiten von Wolf und Mort (1986) nahelegen. Eine GOT-1-gekoppelte Differenzierung wurde jedenfalls bisher nicht deutlich. Um die genetische Verwandtschaft zwischen den vier häufigeren Daphniengruppen besser erkennen zu

Tab. 3.1.15 Allele an polymorphen Enzym-Loci bei verschiedenen Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet, nach GOT-1-Klongruppen unterteilt. *Dg*₁ (=Dg-MS + Dg-FS): *D. galeata*; *Dc*: *D. cucullata*; *Dh* (=Dh-FF + Dh-FM + Dh-MM): *D. hyalina*; *Dl*₁: *D. longispina*(Cluster 1); *Dl*₂: *D. longispina*(Cluster 2).

Gruppe	GPI	GOT-1	PGM	CAT	TPI	AO	HK-1	MPI	XDH
<i>Dg</i> ₁	-2,3	1,2,3	1,2,-,4,5	1,2,3	1,2	1,2,3,4	1,2	1,2,3,4,5	1,2,-
<i>Dg</i> -MS	-2,3	1,2,-	1,2,-,4,-	-2,3	1,-	-2,3,-	1,2	1,2,-,4,5	1,2,-
<i>Dg</i> -FS	-2,3	1,-,3	1,2,-,4,5	1,2,3	1,2	1,2,3,4	1,2	1,2,3,4,5	1,2,-
<i>Dc</i>	1,2,3	1,-,-	1,2,3,-,-	-,-,3	1,-	-,-,3,-	1,2	1,2,-,-,-	1,2,-
<i>Dh</i>	1,-,3	-2,3	1,2,3,4,5	-2,-	1,2	1,2,3,-	1,2	-,-,3,4,5	1,2,3
<i>Dh</i> -FF	1,-,3	-,-,3	1,2,3,4,5	-2,-	1,-	1,2,3,-	1,2	-,-,-,4,5	1,2,3
<i>Dh</i> -FM	-,-,3	-2,3	1,-,3,4,5	-2,-	1,2	1,2,3,-	1,2	-,-,3,4,5	1,2,3
<i>Dh</i> -MM	-,-,3	-2,-	-,-,3,4,-	-2,-	1,2	-2,3,-	-2	-,-,-,4,-	1,2,-
<i>Dl</i> ₁	-,-,3	-2,3	1,2,3,4,-	1,2,-	1,2	1,2,3,4	1,2	-,-,3,4,5	1,2,-
<i>Dl</i> ₂	-,-,3	-,-,3	1,2,-,4,-	1,2,-	1,2	-2,3,4	1,2	-,-,-,4,5	1,2,-

Gruppe	PEP-1	PEP-2	PEP-3	MDH-1	MDH-2	ICD-2	ME
<i>Dg</i> ₁	1,2,3	1,2,-	1,2,-,-,-,6,7	1,2,-	1,2	1,2	1,2,-,-
<i>Dg</i> -MS	1,2,3	1,2,-	1,2,-,-,-,-,-	1,2,-	1,2	-2	1,2,-,-
<i>Dg</i> -FS	1,2,3	1,2,-	-2,-,-,-,6,7	1,2,-	1,2	1,2	1,2,-,-
<i>Dc</i>	1,2,-	1,-,-	1,2,-,-,-,-,-	1,2,-	-2	1,2	1,2,-,-
<i>Dh</i>	1,2,3	1,2,3	-2,-,-,-,-,-,-	-2,3	1,-	-2	1,2,3,4
<i>Dh</i> -FF	1,2,3	1,2,-	-2,-,-,-,-,-,-	-2,3	1,-	-2	1,2,3,4
<i>Dh</i> -FM	-2,3	1,2,3	-2,-,-,-,-,-,-	-2,3	1,-	-2	1,2,3,4
<i>Dh</i> -MM	-2,3	1,2,-	-2,-,-,-,-,-,-	-2,-	1,-	-2	1,2,-,-
<i>Dl</i> ₁	-2,3	1,2,-	-2,3,4,5,6,7	-2,3	1,-	1,2	1,2,-,-
<i>Dl</i> ₂	-2,3	1,2,-	-,-,-,4,5,6,7	-2,3	1,-	1,2	1,2,-,-

können, wurden deshalb Klone aus diesem Artenkomplex an einer wesentlich größeren Anzahl von Loci untersucht. Es wurden 74 Klone der morphologisch z.T. ähnlichen *longispina*/*hyalina*-Gruppe, 34 Klone der *Dg*₁-Gruppe und 11 Klone von *D. cucullata* aus verschiedenen Seen elektrophoretisch untersucht. 34 Klone stammten aus dem Hartsee, in dem die phänotypische Variabilität am größten schien. 63 Klone wurden an 22 Enzym-Loci, insge-

samt 119 an mehr als drei Enzym-Loci getestet. (Die Klone wurden mit Buchstaben- und Ziffernkombinationen bezeichnet, wobei der erste Buchstabe für den Startmonat der Klonkultur, der zweite für den See aus dem ein Klon stammt steht und Ziffern zur Durchnummerierung verschiedener Klone benutzt wurden, die aus einem See zum gleichen Zeitpunkt in Kultur genommen wurden.)

Insgesamt 25 Enzyme wurden angefärbt, dabei konnten mindestens 33 Loci unterschieden werden (Tab. 2.2). Wenn bei einer Enzymfärbung mehrere Loci angefärbt wurden, erhielten sie zur Unterscheidung Kennziffern (z.B.: zwei Loci am GOT-Locus wurden mit GOT-1 und GOT-2 bezeichnet). Sechs der Loci waren monomorph: ICD-1, GOT-2, GPT, FUM, APK und LDH. An allen übrigen Loci wurden mindestens zwei Allele gefunden. Je zwei Loci konnten für die Enzyme ALP, DIA, GOT-1, HK, ICD, MDH und drei Loci für PEP angefärbt werden. Für dimere Enzyme typische Bandenmuster (heterozygote Tiere mit drei Banden) wurden für die Loci: AO, GPI, GOT-1, ICD-2, MDH-1, MDH-2, PEP-1, PEP-2 und TPI gefunden, kennzeichnende Muster für monomere Enzyme (heterozygote Tiere mit zwei Banden) erhielt man für die Loci HK-1, ME, MPI, PEP-3, PGM und XDH. Das Enzym CAT konnte zwar nicht genetisch interpretiert werden. Es konnte nicht entschieden werden, ob es monomer oder dimer ist, da die Banden stark verliefen. Es konnten jedoch homozygote und heterozygote Bandenmuster erkannt werden. So wurde CAT nach dem elektrophoretischen Phänotyp kategorisiert, der gruppenspezifisch zu sein schien.

Das Bandenmuster von neun Enzymfärbungen konnte nicht interpretiert werden, teils da die Färbung zu schwach war (ACP, ALD, DIA-1, DIA-2, GD, HK-2, LAP und PGD), teils wurden sehr viele Loci angefärbt, deren Bandenmuster sich überlagerte (EST), teils war die Interpretation zu unsicher (ALP-1, ALP-2).

Die Anzahl der gefundenen Allele an 16 interpretierbaren polymorphen Loci ist aus Tabelle 3.1.15 zu entnehmen. In dieser Tabelle werden die verschiedenen durch die Clusteranalyse aufgetrennten Gruppen einzeln aufgeführt, wobei innerhalb der *Dg*₁-Gruppe und *D. hyalina*-Gruppe verschiedene GOT-1-Klongruppen im Hinblick auf deren spätere Charakterisierung (s.Pkt. 3.1.3.2) unterschieden wurden. Die Allele sind nach steigender Wandergeschwindigkeit im Gel durchnummeriert. An dieser Stelle soll nur die Variabilität der einzelnen Loci besprochen werden. Am variabelsten war der PEP-3-Locus mit sieben verschiedenen Allelen. Je fünf Allele wurden an den beiden Loci MPI und PGM gefunden. Vier verschiedene Allele konnten an den Loci ME und AO unterschieden werden. Je drei Allele wurden an den Loci GPI, GOT-1, CAT, XDH, PEP-1, PEP-2 und MDH-1 gefunden. Zwei verschiedene Allele waren an den Loci TPI, HK-1, MDH-2 und ICD-2 unterscheidbar.

3.1.3.1 Genetische Ähnlichkeit von Klonen

Die Klone wurden nach dem elektrophoretischen Phänotyp an 22 Enzym-Loci (sechs monomorphe, 16 polymorphe) kategorisiert. Beeindruckend war zunächst das enorme Ausmaß an genetischer Variabilität: von 119 Klonen unterschieden sich 110 an mindestens einem der untersuchten Loci.

Klone wurden zunächst entsprechend des genetischen Phänotyps (Einzelallele) an insgesamt 22 Enzymloci zu Clustern zusammengefaßt, ohne daß morphologisch vorsortiert wurde. Klone innerhalb einzelner Cluster wurden dann nach morphologischen Gesichtspunkten den in Pkt. 3.1.2 beschriebenen Gruppen zugeordnet.

Es können zwei sehr deutlich getrennte Hauptgruppen I, II unterschieden werden (Abb. 3.1.6), die wiederum in verschiedene in sich heterogene Gruppen aufgetrennt werden können. Die Gruppe I umfaßt Klone, die nach morphologischen Kriterien der *hyalina* -, *cucullata* - und *Dg₁* (*galeata*-1) - Gruppe zuzuordnen sind, die Gruppe II enthält Klone der *longispina* - und *Dg₁*-Gruppe.

Gruppe I besteht aus zwei Clustern in denen Klone der *cucullata/galeata* - Gruppe Ia) bzw. *hyalina* - Gruppe Ib) positioniert sind. Während das *hyalina* - Cluster Ib) relativ homogen ist, mit Klonen aus Hartsee, Langenbürgner See, Pelhamer See und Seeleitensee, ist die *cucullata/galeata* - Gruppe Ia) wesentlich heterogener. Es können zwei Gruppen, nämlich Ia1) mit Klonen der Gruppe *Dg₁* aus dem Hartsee, Langenbürgner See, Obinger See, Pelhamer See, Klostersee und der Labor-„galeata“ (Lgal) und Ia2) mit Klonen der Art *D. cucullata* aus Hartsee, Klostersee, Langenbürgner See und Obinger See unterschieden werden. Ein *galeata* - Klon (AO11, Ia3) aus dem Obinger See steht dem *cucullata* - Cluster Ia2) näher als anderen *Dg₁*- Klonen aus anderen Seen.

Die Hauptgruppe II ist kleiner aber ebenfalls relativ heterogen. Sie kann zunächst in zwei Cluster IIa) und IIb) aufgetrennt werden. In das Cluster IIa) fallen Klone der *Dg₁* - Gruppe aus dem Pelhamer und Obinger See, während im *longispina* - Cluster IIb) zwei heterogene Gruppen IIb1) und IIb2) (Abb. 3.1.6) unterschieden werden können, die beide Klone aus dem Hartsee sowie aus dem Obinger See enthalten. Die Labor-„hyalina“ (lhy) erhält dabei einen Platz im Cluster IIb1).

Um die Stellung der Klone aus dem Brunnsee und Klostersee zu überprüfen, wurde eine weitere Clusteranalyse durchgeführt (Abb. 3.1.7) unter Ausschluß des ICD-2-Locus, an dem gerade bei diesen Klonen Werte fehlten (da die Färbung zum Teil sehr schwach war). Man erhält die gleiche Auftrennung wie in Abb. 3.1.6: *hyalina* - Klone aus Klostersee und Brunnsee fallen in die Gruppe Ib) gemeinsam mit den übrigen *hyalina* - Klonen.

Die Ergebnisse der Clusteranalysen geben vor allem Hinweise dafür, daß zwischen den einzelnen Daphniengruppen Unterschiede im Anteil gemeinsamer Allele bestehen. Die Tatsache, daß einige Klone der *Dg₁* - Gruppe der *D. cucullata* - Gruppe sehr nahe stehen,

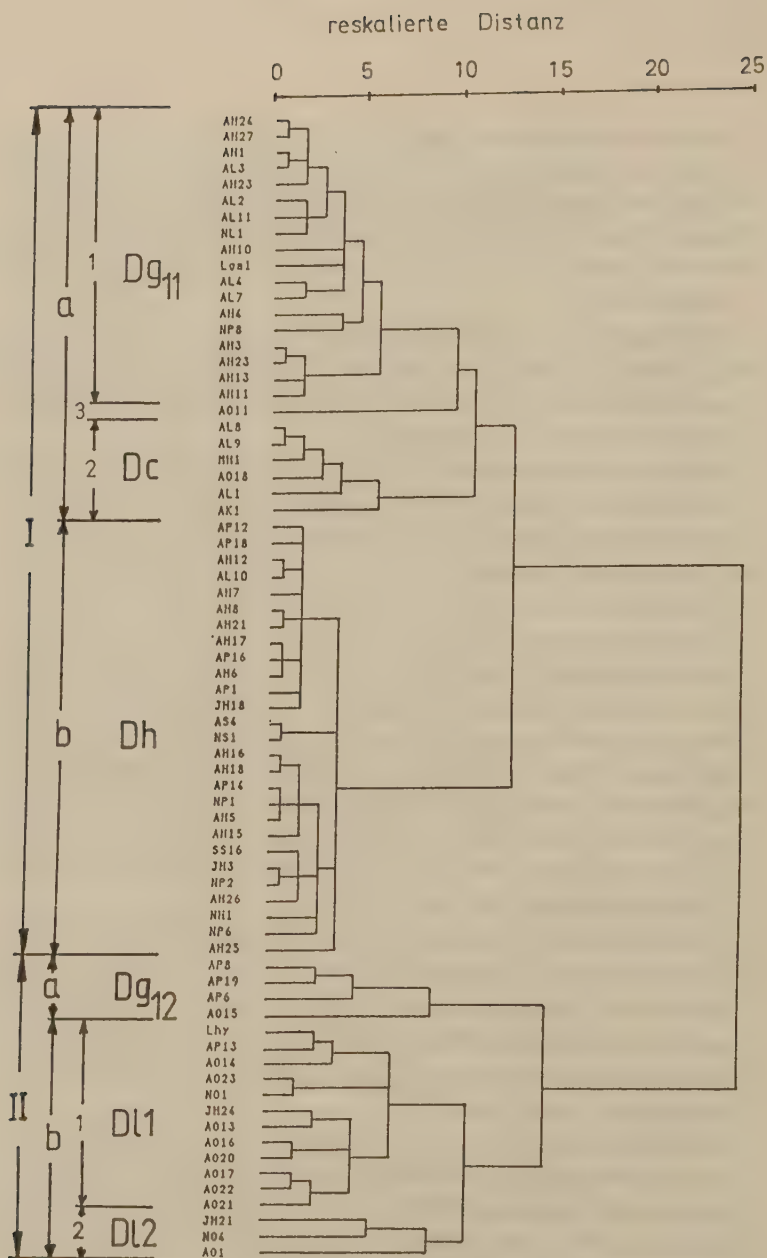


Abb. 3.1.6 Clusteranalysen basierend auf 22 Enzymloci. Buchstaben- und Ziffernkombination: Klonbezeichnung (s. Text). Dc: *D. cucullata*; Dg₁₁, Dg₁₂: Untergruppen von Dg₁; Dh: *D. hyalina*; Dl1, Dl2: Untergruppen von *D. longispina*.

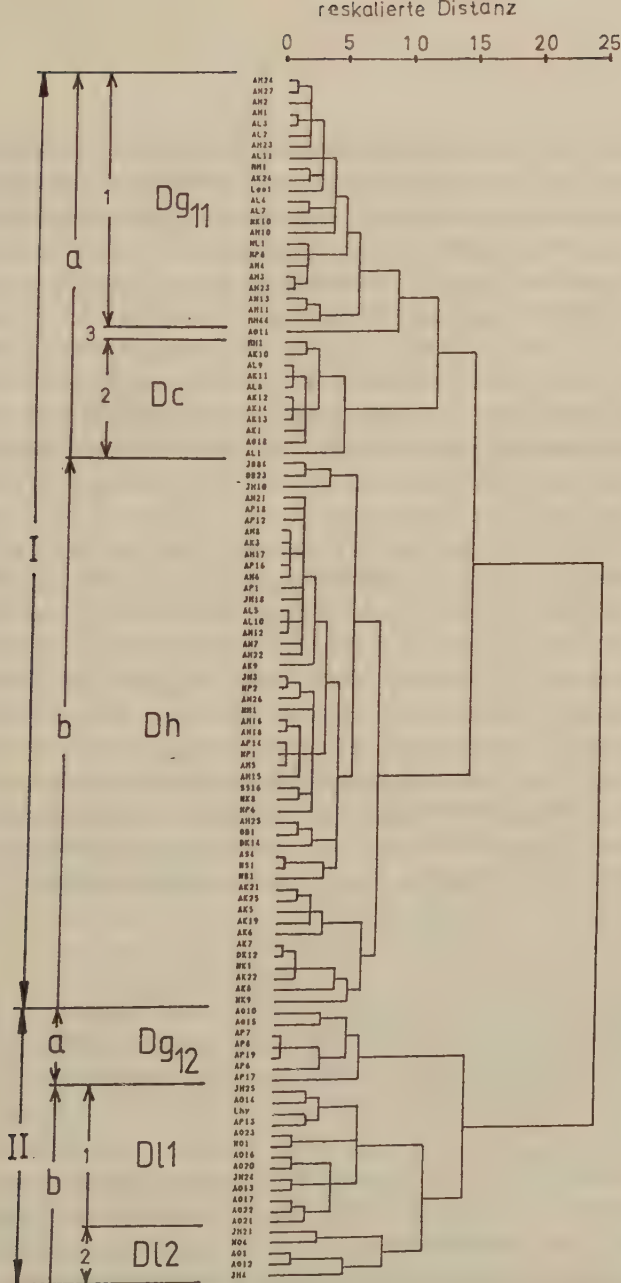


Abb. 3.1.7 Clusteranalysen basierend auf 21 Enzymloci [ohne ICD-2]. Buchstaben- und Ziffernkombination: Klonbezeichnung (s. Text). Dc: *D. cucullata*; Dg₁₁, Dg₁₂: Untergruppen von Dg₁; Dh: *D. hyalina*, Dl1, Dl2: Untergruppen von *D. longispina*.

andere *D. galeata* - Klone dieser Gruppe dagegen in direkte Nachbarschaft zu Klonen der *longispina* - Gruppen gesetzt werden, ist ein Hinweis, daß Hybridisierung bzw. Introgressionen in unterschiedlichem Ausmaß zwischen Daphniengruppen stattgefunden haben könnten, die zum Phänotyp „*Dg1*“ führten. Die Positionierung der *Dg11*-Gruppen Ia1) und Ia3) verdeutlicht, daß diese *galeata* - Klone mehr gemeinsame Allele mit *D. cucullata* als einer der anderen Daphniengruppen tragen. Die Positionierung der *Dg12*-Gruppe IIa) zeigt dagegen, daß diese *Dg1*- Gruppe ganz spezifische Allele besitzt, die sonst nur bei einer der *longispina* -Gruppen gefunden wurden. Der Habitus der Tiere innerhalb beider *Dg1*-Cluster ist jedoch in jedem Fall dem von *D. cucullata* sehr ähnlich. Die Anordnung der beiden *D. longispina*-Cluster und morphologische Ähnlichkeiten zur *D. hyalina*-Gruppe lassen vermuten, daß auch zwischen diesen beiden Gruppen Introgression stattgefunden hat.

Mit Hilfe von Clusteranalysen können also zwei der vier genauer untersuchten Gruppen (*D. cucullata*, *D. galeata*(*Dg1*), *D. hyalina*, *D. longispina*), die in den drei-Locus-Analysen nicht feiner differenzierbar waren, in je zwei Untergruppen aufgeteilt werden: die *Dg1*-Gruppe in die beiden Gruppen *Dg11* (Cluster Ia1, Ia3) und *Dg12*(Cluster IIa), die *D. longispina*-Gruppe in *Dl1* (Cluster IIb1) und *Dl2* (Cluster IIb2). Nur die *D. cucullata* - und *D. hyalina*-Gruppen erscheinen mehr oder minder homogen. Man erhält somit insgesamt sechs Gruppen: *D. cucullata*, *Dg11*, *Dg12*, *D. hyalina*, *Dl1* und *Dl2*, die sich unterschiedlich nahe stehen. Gemeinsam mit der nicht in die Analyse einbezogenen *Dg2*-Gruppe, die fünfte der durch die Diskriminanzanalysen aufgetrennten Gruppen, muß man davon ausgehen, daß in manchen der untersuchten Seen (s.B. Hartsee) mindestens sieben genetisch verschiedene Gruppen vorkommen: *D. cucullata*, *Dg11*, *Dg12*, *Dg2*, *D. hyalina*, *Dl1* und *Dl2*.

3.1.3.2 Charakterisierung verschiedener Klongruppen

Um den Hybridcharakter der *Dg1* und *Dl1*-Gruppen weiter zu untersuchen, sollten im Anschluß an die Clusteranalyse die einzelnen Gruppen näher charakterisiert werden. Im folgenden wurden deshalb bei den verschiedenen Gruppen, die durch die Clusteranalysen erhalten wurden, vor allem deren Heterozygotie bestimmt und die genetische Distanzen zueinander berechnet.

Um die genetische Variabilität innerhalb einzelner Gruppen abzuschätzen, wurden Heterozygotiewerte pro Klon, pro Locus (jeweils über 22 bzw. 21 Loci [ohne GOT-1]) und pro polymorphem Locus berechnet bzw. der Polymorphiegrad bestimmt. Für die mittleren Heterozygotiewerte pro Klon bzw. Locus können sich verschiedene Werte ergeben, da nicht jeder Klon an allen 22 genetisch interpretierbaren Loci getestet wurde.

Ein weiteres Ziel dieses Abschnittes ist, Vergleiche mit der Situation der Daphniengruppen in Norddeutschland (Wolf & Mort 1986, Wolf 1987) zu ziehen. Um möglicherweise in

den einzelnen Gruppen zusätzlich verborgene Hybridgruppen zu erkennen, wurden deshalb innerhalb der Gruppen, die durch die Clusteranalyse erhalten worden waren, Klone anhand des für Hybride berichteten diagnostischen GOT-1-Locus, folgenden GOT-1-Klongruppen zugeordnet: *D. hyalina* = *Dh*-FF (*D. hyalina* GOT-1-FF) + *Dh*-FM (*D. hyalina* GOT-1-FM) + *Dh*-MM (*D. hyalina* GOT-1-MM); *Dg*₁ = *Dg*-MS (*D. galeata* GOT-1-MS) + *Dg*-FS (*D. galeata* GOT-1-FS). Die Gruppe *Dg*₁₂ im Cluster II enthielt nur 'FS'-Klone und wurde deshalb mit den übrigen 'FS'-Klonen der *Dg*₁₁-Gruppe im Cluster I zu einer gemeinsamen 'FS'-Klongruppe zusammengefaßt. Die *D. cucullata*-Gruppe ist am GOT-1-Locus für das S-Allel fixiert, d.h. alle Klone dieser Gruppe gehören zu einer GOT-1-SS-Klongruppe. Eine der beiden *D. longispina*-Gruppen, *Dl*₂, ist für das F-Allel fixiert. Alle Tiere dieser Gruppe gehören also einer anderen GOT-1-FF-Klongruppe an als Tiere mit dem gleichen GOT-1-Genotyp aus der *D. hyalina*-Gruppe bzw. aus der zweiten *D. longispina*-Gruppe (*Dl*₁). Sie wird deshalb zur Unterscheidung weiterhin mit *Dl*₂ bezeichnet. Die andere *D. longispina*-Gruppe, *Dl*₁ beinhaltet nur einen GOT-1-FM-Klon, alle anderen Klone sind für das F-Allel fixiert. Deshalb wird diese Gruppe nicht unterteilt und als dritte vorwiegend aus GOT-1-FF-Klonen bestehende Gruppe weiter mit *Dl*₁ bezeichnet.

Wie bereits erwähnt, fanden Wolf und Mort (1986), daß bei den gleichen Daphnien-gruppen Elterntypen jeweils für ein verschiedenes Allel fixiert sind und die Hybride am intermediären GOT-1-Genotyp erkennbar sind. Es gelten dort also die bereits in Pkt. 3.1.1 erwähnten Beziehungen zwischen den sechs möglichen Allelkombinationen am GOT-1-Locus und bestimmten taxonomischen Gruppen (Elternarten: FF = *D. galeata* (G), MM = *D. hyalina* (H), SS = *D. cucullata* (C); Hybridtypen: FS = G×C, MS = H×C, FM = G×H). Im Seeoner Gebiet gehörten jedoch morphologisch nicht unterscheidbare Formen von *D. hyalina* drei GOT-1-Genotypen zu (s. Diskriminanzanalysen), während bei Wolf und Mort Tiere mit dem GOT-1-Genotyp 'FM' als Hybride zwischen GOT-1-'MM' - Klongruppen („echte" *D. hyalina*) und GOT-1-'FF' - Klongruppen (dort „echte" *D. galeata*) deklariert wurden. Wenn die heterozygote GOT-1-Gruppe mit dem Genotyp 'FM', die in den bisherigen Analysen nicht von den übrigen GOT-1-Gruppen (FF, MM) innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe abtrennbar war, tatsächlich wie im Plöner Seengebiet Hybridcharakter besitzt, dann sollte diese Klongruppe an hohen Heterozygotiewerten bezüglich aller 22 getesteten Loci erkannt werden. Innerhalb der mutmaßlichen *Dg*₁-Hybridgruppe, die zwar heterogen ist, jedoch in den bisherigen Analysen keine Trennung in verschiedene GOT-1-Typen ('FS', 'MS') erkennen ließ (s. Diskriminanzanalyse), sollten beide GOT-1-Klongruppen ebenfalls getrennt charakterisiert werden, um bisher verborgen gebliebene Unterschiede zu erkennen. Genetische Abstandsmaße könnten hier zeigen, ob möglicherweise zwei verschiedene Hybridgruppen mit verschiedenen Elternarten integriert sind.

Heterozygotie und Polymorphismus

Zunächst wurden die Allelspektren der verschiedenen GOT-Klongruppen an den polymorphen Loci verglichen und dann deren Heterozygotie und Polymorphismus bestimmt.

D. galeata (Dg_1)

Ein erster Einblick in die genetische Ähnlichkeit der verschiedenen Klongruppen ist möglich, wenn man an den verschiedenen Loci nach gemeinsamen Allelen sucht. In Tab. 3.1.15 (S. 45) sind deshalb die Allelspektren von fünf der sechs verschiedenen, in der Clusteranalyse aufgetrennten Gruppen (Dg_1 , Dc , Dh , Dl_1 , Dl_2 , die Dg_1 -Gruppe umfaßt Dg_{11} und Dg_{12}) an 16 polymorphen Loci dargestellt, wobei innerhalb der Gruppen nach verschiedenen GOT-1-Klongruppen differenziert wurde.

An insgesamt sieben der 16 polymorphen Enzym-Loci trug die Dg_1 - Gruppe Allele (in []), die sonst nur bei *D. cucullata* gefunden wurden (GPI ['2'=M], GOT-1 ['1'=S], CAT ['3'], MPI ['1', '2'], MDH-1 ['1'], MDH-2 ['2'], PEP-3 ['1'], Tab. 3.1.15), an drei Loci Allele, die nur bei den *D. longispina*-Gruppen auftraten (AO ['4'], CAT ['1'], PEP-3 ['6', '7']) und an einem Locus ein Allel (ICD-2 ['1']), daß nur bei *D. cucullata* oder *D. longispina* nachgewiesen werden konnte.

Es gibt noch weitere Indizien für den Hybridcharakter dieser Gruppe. Betrachtet man die mittlere Heterozygotie pro Klon (über 22 Loci, Tab. 3.1.16), so findet man bei der *D. galeata* (Dg_1)-Gruppe den höchsten Wert mit 0.409. Die Heterozygotie pro polymorphem Locus liegt erwartungsgemäß noch höher mit einem Wert von 0.582. Die beiden GOT-1 - Klongruppen 'MS' bzw. 'FS' haben in etwa gleiche mittlere Heterozygotiewerte, genauso wie 'FS'-Klone der in der Clusteranalyse aufgetrennten Untergruppen von Dg_1 : Dg_{11} bzw. Dg_{12} , die im folgenden zu einer gemeinsamen GOT-1-FS-Klongruppe zusammengefaßt wurden. Der Polymorphiegrad war mit 0.727 bei den 34 getesteten Klonen sehr hoch.

Wie bereits in der Clusteranalyse verdeutlicht, könnten einige der Klone innerhalb der Dg_1 -Gruppe Hybridisierungsprodukte zwischen *D. cucullata* und *D. longispina* sein, bei anderen ist nur die Elternart *D. cucullata* relativ sicher und jede der übrigen Daphniengruppen ist der denkbare Partner, auch die andere „galeata“- Gruppe ' Dg_2 ', die nicht in Klonkultur genommen wurde. Ein wichtiges Indiz für ihren Hybridcharakter sind vor allem die hohen Heterozygotiewerte, die für viele Hybridgruppen charakteristisch sind.

D. hyalina

Betrachtet man zunächst Klone der *hyalina* - Gruppe aus allen Seen zusammen, erhält man Heterozygotiewerte von 0.186 (pro Klon), bzw. 0.347 (pro polymorphem Locus, Tab. 3.1.16). Der Polymorphiegrad beträgt 0.545. Dies steht im Einklang mit bereits bekannten Literaturwerten für Daphnien.

Tab. 3.1.16 Heterozygotie und Polymorphismus bei Klonen verschiedener Daphnien - Klongruppen im Untersuchungsgebiet. n: Anzahl getesteter Klone; s: Standardabweichung; P: Polymorphiegrad; $\bar{H}_K$: mittl. Heterozygotie pro Klon (über 22 Loci); $\bar{H}_K^-$: mittl. Heterozygotie pro Klon (über 21 Loci, ohne GOT-1); $\bar{H}_{LP}$: mittl. Heterozygotie pro polymorphem Locus. Klongruppenbezeichnung wie in Tab. 3.1.15

	Klon-Gruppen									
	Dc	D _{g1}	Dg-MS	Dg-FS	D _h	D _h -FF	D _h -FM	D _h -MM	D _h	D _h
n	11	34	11	23	55	16	31	8	14	5
P	0.455	0.727	0.636	0.727	0.545	0.409	0.500	0.318	0.636	0.691
$\bar{H}_K$	0.130	0.409	0.419	0.404	0.186	-	-	-	0.346	0.277
s	0.048	0.071	0.081	0.068	0.077	-	-	-	0.091	0.114
$\bar{H}_K^-$	-	-	-	-	-	0.180	0.175	0.122	-	-
s	-	-	-	-	-	0.090	0.066	0.081	-	-
$\bar{H}_{LP}$	0.282	0.582	-	-	0.347	-	-	-	0.561	0.426
s	0.089	0.089	-	-	0.064	-	-	-	0.064	0.075

Um die Heterozygotie der einzelnen GOT-1-Klongruppen miteinander zu vergleichen, wurde bei der Berechnung der Heterozygotiewerte pro Klon der als Trennvariable benutzte GOT-1-Locus ausgeschlossen. Bei einer geringen Anzahl untersuchter Loci reicht nämlich ein einziger Heterozygotiewert, der im homosygoten Fall bei 0, im heterosygoten Fall bei 1 liegt aus, signifikante Unterschiede beim Vergleich der nach homo- und heterosygoten Klonen sortierten Gruppen zu bewirken. Vergleicht man die auf diese Weise berechneten mittleren Heterozygotiewerte (pro Klon) der drei GOT-1-Klongruppen aus allen Seen im Untersuchungsgebiet, so besteht **kein** signifikanter Unterschied zwischen der GOT-1-FM- und GOT-1-FF-Klongruppe ($t = 0.23$, $df = 45$, $p = 0.82$) bzw. der GOT-1-FF- und GOT-1-MM-Klongruppe ($t = 1.77$, $df = 22$, $p = 0.09$). Zwischen den beiden Klongruppen GOT-1-MM und GOT-1-FM könnte dagegen ein Unterschied bestehen ($t = 1.93$, $df = 37$, $p = 0.06$). Insgesamt ist die mittlere Heterozygotie der hybridverdächtigen GOT-1-FM-Klongruppen mit ca. 0.2 jedoch wesentlich niedriger als die bekannter Hybridgruppen.

Tiere, die der *D. hyalina* - Gruppe zugerechnet werden, besitzen in einzelnen Seen unterschiedliche Allelspektren (s. Pkt. 3.1.2.4 Tab. 3.1.10). Möglicherweise werden also Unterschiede bei den Heterozygotiewerten der GOT-1-Klongruppen 'FM' und 'MM' durch verschiedene Allelspektren in den einzelnen Seen vorgetäuscht. Die GOT-1-MM-Klongruppen stammten nämlich nur aus dem Gebiet um Eggstätt, während die beiden übrigen Klongruppen häufig aus dem Gebiet um Seon stammten. Um die GOT-1-Klongruppen ('FF', 'FM', 'MM') innerhalb der *hyalina* - Gruppe vergleichbar charakterisieren zu können, wurden deshalb Klone aus einem See, dem Hartsee verwendet: Nur dort konnte jede der drei Gruppen in Klonkultur genommen werden (Tab. 3.1.17).

Tab. 3.1.17 Genetische Variabilität bei *D. hyalina*-Klonen (GOT-1-Klongruppen: FF, FM, MM) aus dem Hartsee; n: Anzahl der Klone; P: Polymorphiegrad; s: Standardabweichung; $\bar{H}_K$: mittl. Heterozygotie pro Klon (über 21 Loci ohne GOT-1).

	GOT-1 - Klongruppen		
	FF	FM	MM
n	2	15	8
P	0.227	0.455	0.318
$\bar{H}_K$	0.219	0.173	0.122
s	0.027	0.066	0.081

Schließt man bei der Berechnung der Heterozygotie pro Klon wieder den als Trennvariable benutzten GOT-1-Locus aus, so unterscheiden sich nun die mittleren Heterozygotiewerte (über 21 Loci berechnet) zwischen der GOT-1-Klongruppe 'FM' und 'MM' nicht mehr signifikant ($t = 1.63$, $df = 21$, $p = 0.118$). Werte für die GOT-1-FF-Klongruppe sind nur als Hinweis zu verstehen, da diese Klongruppe im Hartsee selten ist und nur zwei Klone erfolgreich gehalten werden konnten.

Zusammenfassend läßt sich festhalten: In beiden Analysen, die für alle Seen gemeinsam und, um Einflüsse verschiedener Allelspektren zu eliminieren, im Hartsee alleine durchgeführt wurden, sind keine deutlichen Hinweise dafür zu erkennen, daß anhand des GOT-1-Locus innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe genetisch verschiedene Untergruppen gebildet werden können. Wäre die GOT-1-FM-Klongruppe eine Hybridgruppe, so sollte man wie im Fall von *D. galeata* (D_{g1}) erwarten, daß der Heterozygotiegrad auch an allen anderen polymorphen Loci deutlich höher, als der der homozygoten GOT-1 - Klongruppen ist. Der Polymorphiegrad der GOT-1-FM-Gruppe (Tab. 3.1.16 und Tab. 3.1.17) ist allerdings größer, als der der homozygoten GOT-1 - Klongruppen. Das beruht vermutlich aber darauf, daß wesentlich mehr FM-Klone ($n = 31$) als FF-Klone ($n = 16$) bzw. MM-Klone ($n = 8$) untersucht wurden. Nimmt man willkürlich acht FM-Klone, erhält man einen Polymorphiegrad von 0.409, der dem der FF-Gruppe entspricht, aber immer noch über dem der MM-Gruppe liegt. Es ergibt sich aber auch nach dieser Analyse kein Hinweis dafür, daß innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe eine GOT-1-gekoppelte Differenzierung möglich ist.

D. cucullata

Bei Klonen der *D. cucullata*-Gruppe fand ich die meisten diagnostischen Genotypen, da sie an drei der 22 Loci für ein Allel fixiert sind (GOT-1 ['1'], CAT [3], MDH-2 ['2']), das sonst nur im heterozygoten Zustand bei der D_{g1} -Gruppe gefunden wurde (Tab. 3.1.15). Bei *D. cucullata* wurden bezüglich der 22 Enzym-Loci Heterozygotiewerte von 0.130 pro Klon bzw. 0.282

pro polymorphem Locus gefunden, sowie einen Polymorphiegrad von 0.455 (Tab. 3.1.16). Diese Werte entsprechen in etwa denen bei *D. hyalina* und gleichen den Literaturwerten für andere Crustaceen (vgl. Nevo et al. 1984).

D. longispina

Entsprechend dem Ergebnis der Clusteranalyse ergaben sich zwei genetisch unterschiedliche Gruppen: *Dl1* und *Dl2*, die man Locus-spezifisch charakterisieren kann. Beide Gruppen besaßen Allele an zwei Loci (PEP-3-Locus ['4', '5', '6', '7'], CAT ['1'], Tab. 3.1.15), die nicht in der *D. hyalina*-Gruppe, zum Teil aber in der *Dg12*-Gruppe gefunden wurden. Auch am ICD-2-Locus kam bei *Dl1* und *Dl2* ein Allel ['1'] vor, das nicht in der *D. hyalina*-Gruppe gefunden wurde. Die *Dl1*-Gruppe trägt am GOT-1, PGM, AO, MPI und PEP-3-Locus Allele, die bei der *D. hyalina*-Gruppe, nicht aber bei der *Dl2*-Gruppe gefunden wurden (Tab. 3.1.15).

Die beiden *D. longispina*-Gruppen unterscheiden sich zwar nicht in den Heterozygotiewerten pro Klon, jedoch in denen pro polymorphem Locus (Tab. 3.1.16 und Tab. 3.1.18), während ihr Polymorphiegrad mit 0.636 bzw. 0.591 in etwa gleich ist. Eine der beiden *longispina*-Gruppen, *Dl1*, besitzt vergleichbar hohe Heterozygotiewerte wie *Dg1* und ist möglicherweise ebenfalls eine Hybridgruppe. Dies wird besonders deutlich beim Vergleich der Heterozygotiewerte pro polymorphem Locus (Tab. 3.1.18):

Tab. 3.1.18 Vergleich der mittleren Heterozygotie-Werte pro polymorphem Locus bei Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet (t-Test). t: t-Test-Wert; df: Freiheitsgrade; p: Irrtumswahrscheinlichkeit; Dh: *D. hyalina* (alle GOT-1-Gruppen); Dc: *D. cucullata*, *Dg1*: *D. galeata* (Gruppe 1, GOT-1-MS + GOT-1-FS); *Dl1*, *Dl2*: *D. longispina* (Cluster 1 bzw. 2).

	Daphnien-Gruppen				
	<i>Dg1/Dh</i>	<i>Dg1/Dl1</i>	<i>Dg1/Dl2</i>	<i>Dg1/Dc</i>	<i>Dl1/Dl2</i>
t	7.75	0.73	5.03	8.36	5.04
df	26	28	27	24	25
p	<0.001	0.47	<0.001	<0.001	<0.001

Bei den mutmaßlichen Hybridgruppen *Dg1* und *Dl1* ist die Heterozygotie pro polymorphem Locus nahezu gleich. Zumindest bei *Dg1* ist dies neben der Positionierung in Clusteranalysen ein weiteres Indiz dafür, daß sie wahrscheinlich Hybridgruppen sind. Einer der denkbaren Elternarten könnte aus der *Dl2*-Gruppe stammen, die andere beispielsweise aus der *D. hyalina*-Gruppe, da zwischen diesen Gruppen sowohl morphologische als auch genetische Ähnlichkeiten bestehen. Berechnungen der genetischen Abstände zwischen den einzelnen

Gruppen könnten weitere Hinweise für den Zusammenhang zwischen Elternarten und Hybridgruppen geben.

3.1.3.3 Genetische Distanzen zwischen Klongruppen

Im folgenden werden genetische Distanzen zwischen den verschiedenen GOT-1-Klongruppen von *D. galeata* (Dg_1 : GOT-1-MS, GOT-1-FS), *D. cucullata* (GOT-1-SS), *D. hyalina* (GOT-1-MM, GOT-1-FM, GOT-1-FF) und *Dl1* (GOT-1-FF, GOT-1-FM) bzw. *Dl2* (GOT-1-FF) über 22 Loci geschätzt und mit intra- bzw. interspezifischen Werten verglichen.

Die Interpretation der Werte, die man für die genetische Distanzen errechnet, ist jedoch schwierig. Je nach Art und Anzahl der einbezogenen Loci können die Werte zwischen gleichen Gruppen weit auseinanderliegen. Das erschwert besonders den Vergleich mit Literaturwerten. Wenn man daran interessiert ist, anhand der genetischen Distanzen Aussagen über die Zugehörigkeit zu einer Art bzw. die Trennung von Arten zu machen, oder gar entscheiden will, ob innerhalb einer Gruppe Hybridgruppen verborgen sind, muß man zunächst ein Maß für die Aussagekraft der ermittelten Werte finden.

Um einen Anhaltspunkt zu finden, wie hoch intra- und interspezifische Distanzwerte bei den untersuchten Gruppen sind, sollten möglichst alle verfügbaren Daten einbezogen werden. Die meisten Werte stammen aus der drei-Locus-Analyse (s. S. 41, Tab. 3.1.14). Insgesamt 21 Populationen, die vier verschiedenen Daphniengruppen zuordenbar waren, wurden in der drei-Locus-Analyse untersucht.

Die Aussagekraft der erhaltenen Schätzwerte für die genetischen Distanzen, die auf den drei polymorphen Loci beruhten, sollten zunächst im Vergleich zu Werten, die auf 22 Loci beruhen, getestet werden. Dazu wurden innerhalb der Gruppen, die durch die Clusteranalyse gewonnen worden waren, für jeden See einzeln, Klone einer Gruppe zu einer „Population“ zusammengefaßt. Auf diese Weise konnten intra- und interspezifische genetische Distanzen, die auf 22 Loci basieren, zwischen den Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet berechnet werden. In einem zweiten Schritt wurde untersucht, welchen Einfluß es hat, ob genetische Distanzen mit Genotyp- oder Allelfrequenzen berechnet werden. Abschließend wurde geprüft, wie genetische Distanzen zwischen mutmaßlichen Hybridgruppen und potentiellen Elternarten in das erhaltene Muster passen.

Genetische Abstände mit Allelfrequenzen (Abb. 3.1.8 B)

a) intraspezifisch

22 Loci: Es wurden innerhalb von vier durch die Clusteranalysen erhaltenen Gruppen: *D. cucullata*, *D. hyalina*, Dg_1 und *Dl1*, für die genügend Klone eines Sees zu einer Popu-

lation zusammengefaßt werden konnten, intra„spezifische“ genetische Abstände berechnet. Zwischen *D. cucullata*-Populationen ($N = 2$) erhält man einen Wert von $D = 0.1$. In der *D. hyalina*-Gruppe liegen die Distanzwerte bei lokal verschiedenen Populationen ($N = 4$) bei $0.04 \leq D \leq 0.13$. Innerhalb der mutmaßlichen Hybridgruppe Dg_1 ($N = 5$) werden Werte von $0.03 \leq D \leq 0.14$ gefunden. In der zweiten mutmaßlichen Hybridgruppe $Dl1$ ($N = 2$) ist der genetische Abstand $D = 0.07$.

3 Loci: Im Vergleich dazu liegen die Distanzwerte aus der drei-Locus-Analyse zwischen insgesamt neun verschiedenen *D. hyalina*-Populationen bei $0.01 \leq D \leq 0.35$ und zwischen fünf verschiedenen *D. cucullata*-Populationen bei $0.03 \leq D \leq 0.27$. Diese Distanzwerte sind ca. dreifach höher als über 22 Loci berechnet.

b) interspezifisch

22 Loci: Nimmt man an, daß *D. hyalina* und *D. cucullata* „gute“ Arten sind und berechnet zwischen Populationen aus beiden Gruppen genetische Distanzen, so liegen die Werte wesentlich höher als im Fall a), nämlich bei $0.34 \leq D \leq 0.51$.

3 Loci: Mit drei Loci berechnet schwanken die Distanzwerte um ein Vielfaches: $1.1 \leq D \leq 3.5$. Sie liegen drei- bis siebenfach über den Werten, die man mit 22 Loci erhielt.

Zwischen intra- und interspezifischen Distanzen besteht in beiden Fällen (über 3 bzw. 22 Loci) ein deutliches Diskontinuum (Abb. 3.1.8 B), sodaß anhand der genetischen Abstände mit einiger Sicherheit abgeschätzt werden kann, ob „gute“ Arten voneinander getrennt wurden. Die Intervallgrenzen der erhaltenen intra- bzw. interspezifischen Distanzwerte wurden in Abb. 3.1.8 B eingezeichnet.

c) Hybride

Um die Einordnung der mutmaßlichen Hybridgruppen in das intra- bzw. interspezifische Raster zu testen, wurden Distanzen zu jeder der anderen Gruppen berechnet.

22 Loci: Wie aus Abb. 3.1.8 B zu erkennen ist, fallen bis auf eine Ausnahme (*D. cucullata*/*Dl1*) alle Werte fast genau zwischen die Intervallgrenzen. Sie sind leicht in Richtung der intraspezifischen Werte verschoben. Die intermediäre Stellung verdeutlicht den Hybridcharakter der Gruppen Dg_1 und *Dl1*, wobei im Fall von Dg_1 , *D. cucullata* und *D. hyalina* bzw. die beiden *D. longispina*-Gruppen als Elternarten möglich sind. Die Distanzwerte zwischen der Dg_1 -Gruppe und jeweils einer der beiden Gruppen sind sehr ähnlich. Bei *Dl1* scheidet *D. cucullata* als Elternart mit Sicherheit aus, da die Distanzen zwischen diesen beiden Gruppen im, bzw. dicht am interspezifischen Sektor liegen. *D. hyalina* kommt jedoch als Elternart in Frage. Die Gruppe *Dl2* könnte die zweite Elternart sein, da zwischen diesen

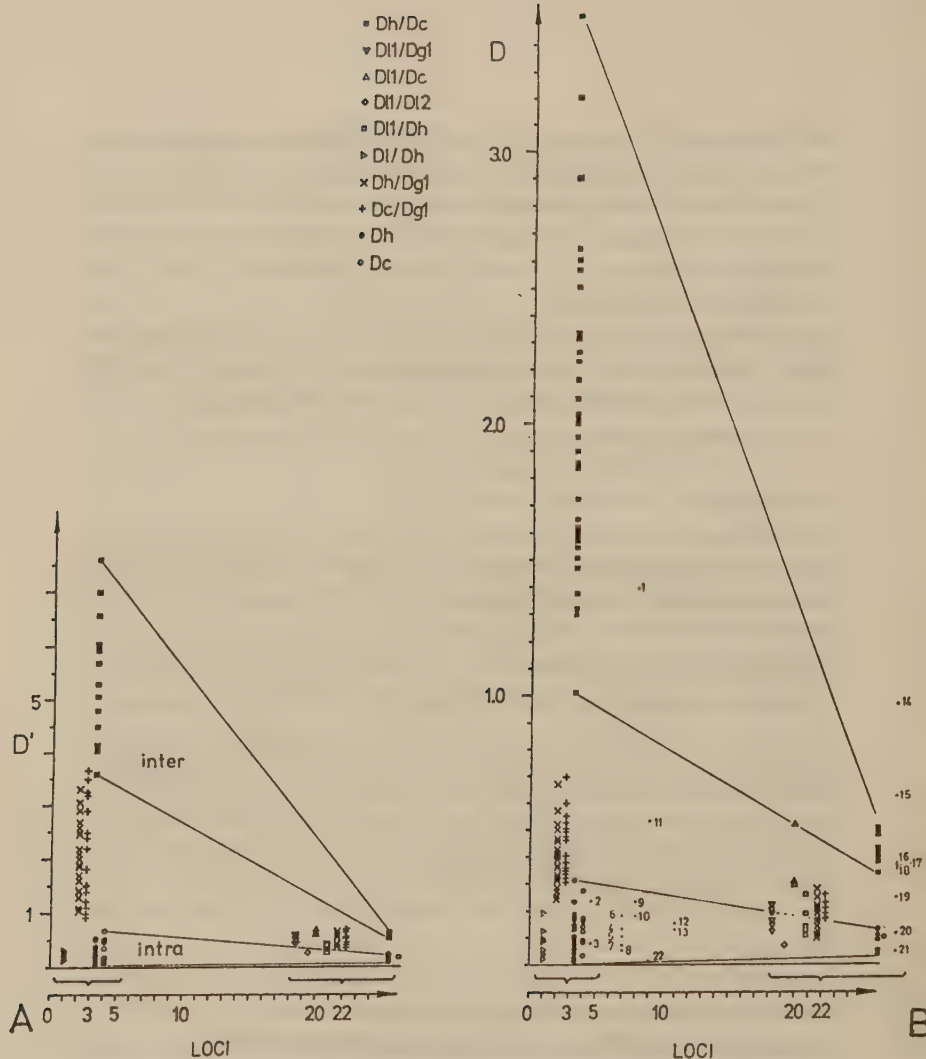


Abb. 3.1.8 Genetische Distanzen über drei bzw. 22 Enzymloci, innerhalb und zwischen verschiedenen Daphniengruppen im Untersuchungsgebiet. D (nach Nei): berechnet mit Allelfrequenzen (B); D': berechnet mit Genotypfrequenzen (A). Dc: *D. cucullata*; Dh: *D. hyalina*; Dl: *D. longispina* (nicht unterteilt); Dg₁: Untergruppe von *D. galeata*; Dd1, Dd2: Untergruppen von *D. longispina*. Die Grenzen der erhaltenen intra- und interspezifischen Sektoren sind eingezeichnet. Zum Vergleich eingetragen sind Literaturwerte (mit Zahlen versehen). 1: *D. longispina* (pigmentiert/unpigmentiert, Wolf & Hobaek 1986); 2, 3: *D. galeata* (Mittelwert, Extremwert, Mort & Wolf 1986); 4: *D. cucullata*, 5: *D. longispina* / *D. pulex*, 6: *D. magna*, 7: *D. pulex*, 8: *D. longispina* (4–8, Korpelainen 1986b) 9: *D. longispina* (pigmentiert), 10: *D. longispina* (unpigmentiert; 9, 10: Wolf & Hobaek 1986); 11: *D. cephalata* / *D. carinata* (Hebert 1985); 12, 13: *D. pulex* (Hebert & Crease 1983); 14: *D. ambigua* / *D. similia*, 15: *D. pulex* / *D. rosea*, 16: *D. hyalina* / *D. longispina*; *D. pulex* (asexuell!); 17: *D. galeata* / *D. longispina*, 18: *D. galeata* / *D. longispina*, 19: *D. galeata*, 20: *D. magna*, 21: *D. hyalina*, 22: *D. cephalata* (14–22: Hebert 1987).

beiden Gruppen die genetischen Abstände ebenfalls sehr klein sind ($D = 0.033$ mit Allelfrequenzen). Die Distanzwerte zwischen den mutmaßlichen Eltern- und Hybridgruppen liegen meist zwischen $0.09 \leq D \leq 0.28$ und stehen damit etwa intermediär zu den Intervallgrenzen. Zwischen den beiden *D. longispina*-Gruppen sind die genetischen Abstände sehr klein. Möglicherweise ist hier Introgression stark ausgeprägt.

3 Loci: Auch mit drei Loci berechnet, wird die intermediäre Stellung der Distanzwerte zwischen D_{g1} und den mutmaßlichen Elternarten *D. cucullata* und *D. hyalina* sehr gut sichtbar: $0.24 \leq D \leq 0.70$. Im Falle der *D. longispina*-Gruppe wird bei der drei-Locusanalyse der Hybridcharakter einer der beiden Gruppen jedoch nicht deutlich. Alle Distanzwerte zwischen *D. hyalina* und *D. longispina* liegen im Sektor der intraspezifischen Werte.

Es kann also gesagt werden, daß die Auswahl der Loci ganz entscheidend dafür ist, ob Hybridgruppen erkannt werden. Im Falle der drei-Locus-Analyse erkennt man bei der D_{g1} -Gruppe hier bereits mit viel Glück den Hybridcharakter. Bei der D_{I1} -Gruppe tritt er jedoch erst nach der Analyse einer Vielzahl weiterer Loci zutage.

Ordnet man nun bekannte Literaturangaben für genetische Distanzen zwischen Daphnienpopulationen einer Art, bzw. zwischen verschiedenen Arten, je nach der Anzahl der untersuchten Enzymloci in diese Grafik ein, so fallen nur fünf von insgesamt 22 Literaturwerten nicht genau in die aus meiner Untersuchung erhaltenen inter- und intraspezifischen Sektoren. In vier Fällen sind sogar plausible Erklärungen möglich. Dies bedeutet, daß sich die Werte bei den von mir betrachteten Gruppen sehr gut mit den Literaturangaben decken. Besonders die Angaben für pelagische Arten stimmen sowohl für den inter- als auch intraspezifischen Bereich (Abb. 3.1.8 B, Nr. 16–18; Nr. 4, 6, 8) bis auf die Ausnahme von *D. galeata* (Nr. 19) völlig mit der hier vorgefundenen Situation überein. Die fünf Ausnahmen sind (Abb. 3.1.8 B): (1) *D. longispina*, Nr. 1 ($D = 1.39$, 8 Loci). In Populationen dieser Art in Norwegen wurden wesentlich höhere intraspezifische genetische Distanzwerte gefunden, als es normalerweise, auch für andere Tiergruppen, die Regel ist. Dabei wurden jedoch pigmentierte und unpigmentierte Rassen verglichen. Innerhalb der Rassen fallen die genetischen Distanzwerte dagegen genau in den erwarteten Wertebereich ($D = 0.28$ und $D = 0.18$, Nr. 9 und 10). (2) *D. pulex*, Nr. 16 ($D = 0.38$, 22 Loci). Eine Erklärung für den hohen Wert könnte sein, daß in diesem Fall die Distanz zwischen rein asexuellen Linien gemessen wurde. (3) *D. galeata*, Nr. 19 ($D = 0.25$, 22 Loci). Auch diese intraspezifische Angabe ist vergleichsweise hoch. Dieser Wert fällt genau in den Wertebereich, der in meiner Untersuchung charakteristisch für den Vergleich zwischen Hybridgruppen und mutmaßlichen Elternarten ist. Dies könnte damit zusammenhängen, daß die *D. galeata*-Gruppe eine taxonomisch sehr heterogene Gruppe ist und zumindest im Gebiet um Seon mehrere verschiedene Einheiten enthält. (4) *D. cephalata*/*D. carinata*, Nr. 11 ($D = 0.53$, 9 Loci). Der relativ niedrige interspezifische Distanzwert zwischen diesen beiden Arten

könnte möglicherweise damit zusammenhängen, daß zwischen diesen Arten Hybridisierungen beobachtet wurden (vgl. Hebert 1985). (5) *D. pulex* / *D. longispina*, Nr. 5 ($D = 0.10$, 7 Loci). Der sehr niedrige Distanzwert im Falle des interspezifischen Vergleichs von *D. pulex* und *D. longispina* kann dagegen nicht unmittelbar erklärt werden. Möglicherweise war die Auswahl der Loci beteiligt. (Literaturnachweise s. Abb. 3.1.8).

Genetische Abstände mit Genotypfrequenzen (Abb. 3.1.8 A)

Fast das gleiche Bild erhält man, wenn entsprechende Vergleiche mit Distanzwerten unternommen werden, die auf Genotypfrequenzen basieren. Die intra- und interspezifische Differenzierung wird jedoch sowohl bei der drei- als auch bei einer 22-Loci-Analyse größer. Hybridgruppen werden auch hier gut sichtbar (Abb. 3.1.8 A). Distanzwerte, die mit Genotypfrequenzen bzw. Allelfrequenzen über drei Loci berechnet wurden, überstreichen einen sehr großen Wertebereich: mit Genotypfrequenzen ($0.05 \leq D \leq 0.65$ (intraspezifisch), $3.5 \leq D \leq 7.7$ (interspezifisch), $0.9 \leq D \leq 3.7$ (D_{g1} -Hybride)) sind sie ca. 3-fach größer als mit Allelfrequenzen berechnet. Der Wertebereich ist bei entsprechend berechneter Distanzen über 22 Loci wesentlich enger und liegt mit Genotypfrequenzen ($0.08 \leq D \leq 0.25$ (intraspezifisch), $0.5 \leq D \leq 0.65$ (interspezifisch), $0.25 \leq D \leq 0.7$ (Hybride)) ca. 2-fach über den Werten, die mit Allelfrequenzen erhalten wurden. Die Schätzwerte über drei bzw. 22 Loci berechnet, divergieren dabei etwa um den Faktor drei bis fünf.

Mit den Allelfrequenzen berechnet, sind die Distanzwerte zwischen mutmaßlichen Hybrid- und Elterntypen in beiden Fällen, das heißt über drei bzw. 22 Loci geschätzt, eher in Richtung intraspezifische Werte verschoben, mit den Genotypfrequenzen berechnet, dagegen eher in interspezifische Richtung.

Einordnung der GOT-1-Klongruppen

Vergleicht man nun die über jeweils 22 Loci innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe berechneten genetischen Abstände zwischen den verschiedenen GOT-1-Klongruppen und sucht die entsprechende Positionierung in dem inter- bzw. intraspezifischen Raster der Distanzwerte, so fallen alle Werte, sowohl mit den Allelfrequenzen ($0.026 \leq D \leq 0.084$) als auch mit den Genotypfrequenzen ($0.098 \leq D \leq 0.147$) berechnet, in den intraspezifischen Bereich (Abb. 3.1.8 u. Abb. 3.1.8 A, Tab. 3.1.19). Auch innerhalb der D_{g1} -Gruppe ist anhand des genetischen Abstands keine Differenzierung zwischen den verschiedenen GOT-1-Klongruppen möglich ($D = 0.031$ mit Allelfrequenzen, $D = 0.104$ mit Genotypfrequenzen, Tab. 3.1.19).

Nach dieser Analyse kann man davon ausgehen, daß anhand der untersuchten 22 Loci keine GOT-1-gekoppelte Feindifferenzierung innerhalb der in der Clusteranalyse erhalte-

Tab. 3.1.19 Genetische Abstände zwischen verschiedenen GOT-1-Klongruppen bei Klonen aus Laborkultur, berechnet über 22 Enzymloci: mit Genotypfrequenzen (über), mit Allelfrequenzen (unter der Diagonalen) und zwei *D. longispina*-Gruppen: *Dl1*, *Dl2*.

	MS	FS	SS	MM	FM	FF	<i>Dl</i> ₁	<i>Dl</i> ₂
MS		0.10	0.41	0.49	0.39	0.41	0.55	0.53
FS	0.03		0.33	0.47	0.38	0.38	0.44	0.45
SS	0.11	0.08		0.53	0.45	0.42	0.58	0.58
MM	0.11	0.17	0.42		0.10	0.15	0.38	0.49
FM	0.09	0.12	0.36	0.03		0.10	0.30	0.37
FF	0.13	0.11	0.36	0.08	0.03		0.23	0.29
<i>Dl</i> ₁	0.19	0.12	0.39	0.17	0.10	0.08		0.11
<i>Dl</i> ₂	0.27	0.18	0.45	0.28	0.20	0.18	0.03	

nen *D. hyalina*- bzw. *Dg*₁-Gruppen möglich ist. Alles spricht dafür, daß die *D. hyalina*-GOT-1 FM-Gruppe keine Hybridgruppe ist. Die Untersuchungen am klonalen Material kann durch Clusteranalysen (alle drei GOT-1 - Klongruppen liegen in einem gemeinsamen Cluster), durch Abschätzen der mittleren Heterozygotie und durch die Berechnung der genetischen Distanzen belegen, daß alle drei GOT-1-Gruppen zu einer morphologischen und genetischen Einheit gehören. Wie bereits in der Diskriminanzanalyse mit drei Loci gezeigt werden konnte, ergibt sich auch bei einer 22-Locus-Analyse nicht der geringste Hinweis auf eine GOT-1-gekoppelte Differenzierung. Alle *D. hyalina*-Populationen scheinen sich genetisch sehr nahe zu stehen, wie durch die Berechnung der genetischen Abstände gezeigt werden kann. Das gleiche gilt für alle untersuchten Populationen von *D. cucullata*. Zwei der untersuchten Daphniengruppen sind jedoch höchstwahrscheinlich Hybridgruppen: *Dg*₁ ist vermutlich durch Hybridisierung von *D. cucullata* mit *D. hyalina* bzw. *D. longispina* entstanden, wie es die genetischen Abstände zwischen diesen Gruppen und die Anordnung in der Clusteranalyse nahelegen. Die beiden GOT-1-FS- bzw. MS-Klongruppen innerhalb der *Dg*₁-Gruppe sind sich jedoch genetisch so ähnlich, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß verschiedene Elternarten involviert sind. Bei einer der beiden *D. longispina*-Gruppen (*Dl*₁) sind, gemessen an den geringen genetischen Abständen zu dieser Gruppe, *D. hyalina* und *Dl*₂ wahrscheinliche Elternarten (Tab. 3.1.19), wie bereits die Clusteranalyse vermuten ließ.

Morphologische und genetische Ähnlichkeiten deuten darauf hin, daß die Hybridgruppe *Dg*₁ hauptsächlich von *D. cucullata* geprägt ist. Einmal stammt der zweite Hybridisierungspartner vermutlich aus der *D. hyalina*-Gruppe, was zur Gruppe *Dg*₁₁ geführt hat, das andere Mal aus der *D. longispina*-Gruppe. Dies ergibt dann den Typ *Dg*₁₂. Die zweite Hybridgruppe *Dl*₁ zeigt dagegen mehr genetische Ähnlichkeiten zur *Dl*₂-Gruppe als zu einer der übrigen Gruppen. Möglicherweise hat hier nur leichte Introgression von der *D. hyalina*-Gruppe in die *D. longispina*-Gruppe stattgefunden.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes Bild: Mittels Diskriminanzanalysen konnte anhand dreier polymorpher Enzymloci von vier herkömmlichen taxonomischen Gruppen *D. cucullata*, *D. hyalina*, *D. galeata* und *D. longispina* eine weiter unterteilt werden: *D. galeata* enthielt zwei genetisch und morphologisch differenzierbare Gruppen: Dg_1 und Dg_2 . F-Statistiken zeigten, daß innerhalb der Dg_1 -Gruppe starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen bestehen, wobei stets ein Heterozygotenüberschuß bestand. Berechnungen der genetischen Abstände zwischen den vier Gruppen: *D. cucullata*, *D. hyalina*, Dg_1 und *D. longispina* konnten, bereits über drei Loci, die intermediäre Stellung der Dg_1 -Gruppe zu den drei übrigen Gruppen aufzeigen. Anschließend Clusteranalysen an Klonen, bei denen 22 Enzymloci untersucht wurden, zeigten, daß innerhalb der Dg_1 -Gruppe eine weitere Feindifferenzierung zwischen den Gruppen Dg_{11} und Dg_{12} möglich ist. Dabei stehen viele Tiere der einen Untergruppe (Dg_{11}) dem *D. cucullata*-Cluster sehr nahe: Der Anteil gemeinsamer Allele demonstriert enge verwandtschaftliche Beziehungen zwischen diesen beiden Gruppen. Die zweite Untergruppe von Dg_1 (Dg_{12}) besitzt jedoch eine Reihe ganz spezifischer Allele mit der *D. longispina*-Gruppe gemeinsam. Auch innerhalb der *D. longispina*-Gruppe konnten zwei genetisch verschiedene Gruppen erkannt werden: $Dl1$ und $Dl2$. Die genetischen Abstände (über 22 Loci) zwischen den fünf (hierbei sind die beiden Dg_1 -Gruppen zu einer gemeinsamen zusammengefaßt) Daphniengruppen: *D. cucullata*, Dg_1 , *D. hyalina*, $Dl1$ und $Dl2$, die in der Klonanalyse untersucht wurden, bekräftigen das Bild der Clusteranalysen: Dg_1 steht in etwa intermediär zu *D. cucullata* und *D. hyalina* bzw. *D. longispina* und $Dl1$ steht $Dl2$ sehr nahe.

In manchen Seen des Untersuchungsgebiets um Seon können im *D. longispina*-/*D. cucullata*-Artenkomplex somit bis zu sieben genetisch verschiedene Gruppen abgetrennt werden. Vier davon sind relativ sauber von einander genetisch abgrenzbar: *D. cucullata*, *D. hyalina*, Dg_2 und $Dl2$. Bei zwei weiteren Gruppen handelt es sich vermutlich um Hybridgruppen, wobei eine der beiden Gruppen, Dg_1 , *D. cucullata* sehr nahe steht und in Abhängigkeit von zweiten Hybridisierungspartner in zwei Untergruppen (Dg_{11} , Dg_{12}) abgetrennt werden kann. Die andere mutmaßliche Hybridgruppe $Dl1$ steht der $Dl2$ -Gruppe wesentlich näher als einer der übrigen Gruppen. Hybridisierungspartner von $Dl2$ ist vermutlich *D. hyalina*.

Über die Verbreitung der in der *D. galeata*- bzw. *D. longispina*-Gruppe integrierten Untergruppen Dg_{11} , Dg_{12} bzw. $Dl1$ und $Dl2$ kann nur ausgehend von den zufällig in Kultur genommenen Klonen eine Aussage gemacht werden. Die Gruppe Dg_{11} kommt danach in den Seen Hartsee, Klostersee, Langenbürgner See, Obinger See und Pelhamer See vor. Die Gruppe Dg_{12} kommt zumindest im Obinger und Pelhamer See vor. Von den beiden *D. longispina*-Gruppen kommt die mutmaßliche Hybridgruppe, $Dl1$, im Hartsee und Obinger See jeweils gemeinsam mit der $Dl2$ -Gruppe vor. Ein weiteres Ergebnis ist, daß die als Stan-

dard verwendeten Laborkulturen, die jahrelang als „*D. galeata*“ bzw. „*D. hyalina*“ galten, beide vermutlich Hybridklone sind, wobei die Laborgaleata zur *Dg*₁₁-Gruppe gehört und die Laborhyalina zur *Dl*₁-Gruppe zu rechnen ist.

3.1.4 Diskussion

Mit Hilfe von Diskriminans- und Clusteranalysen können im Seoner Raum im *D. longispina*-/*D. cucullata*-Artenkomplex bis zu sieben Gruppen genetisch unterschieden werden. Drei dieser Gruppen besitzen Hybridcharakter (*Dg*₁₁, *Dg*₁₂, *Dl*₁). Zwei der Hybridgruppen (*Dg*₁₁, *Dg*₁₂) stehen *D. cucullata* sowohl morphologisch, als auch genetisch sehr nahe. Je nach den mutmaßlichen Hybridisierungspartnern von *D. cucullata* (*D. longispina* bzw. *D. hyalina*) unterscheiden sich diese beiden Hybridgruppen zumindest genetisch. Bastardisierungsschranken zwischen *D. cucullata* und einer der jeweils koexistierenden Arten sind offenbar nur gering. Dies hat vermutlich zu Introgression zwischen je einem lokalen Hybridisierungspartner und *D. cucullata* geführt. Diese Vermutungen stützen auch die morphologische Ähnlichkeiten des Hybridtyps zu den jeweils in den einzelnen Seen koexistierenden Arten. Der Hybridisierungsprozeß selbst kann in manchen Seen seitlich schon weit zurückliegen, sodaß neben der Hybridgruppe nur noch eine der mutmaßlichen Elternarten in einem See (z.B. Seeleitensee) gefunden wurde. Die dritte mutmaßliche Hybridgruppe (*Dl*₁) ist genetisch einer als *D. longispina* bezeichneten Gruppe (*Dl*₂) sehr ähnlich. Der Ursprung dieser Gruppe stammt möglicherweise aus der Introgression von *D. hyalina* in die *D. longispina*-Gruppe.

Die sieben Gruppen können in Anlehnung an einen Bestimmungsschlüssel (Flößner 1972) morphologisch mehr oder minder gut den „Arten“ *D. cucullata*, *D. galeata*, *D. hyalina* und *D. longispina* zugeordnet werden und wurden deshalb auch mit entsprechenden Namen belegt. Jedoch konnten innerhalb der *D. galeata*-Gruppe drei (*Dg*₁₁, *Dg*₁₂, *Dg*₂) und innerhalb der *D. longispina*-Gruppe zwei (*Dl*₁, *Dl*₂) genetisch disjunkte Gruppen unterschieden werden, die zum Teil Hybridcharakter besitzen. Einsig *D. cucullata* und *D. hyalina* können nicht in weitere genetisch disjunkte Untergruppen aufgeteilt werden. Innerhalb der genetisch mehr oder weniger homogenen *D. hyalina*- bzw. *Dg*₁₁-Gruppen wurden morphologisch unterschiedliche Typen gefunden, die einerseits Beispiele für phänotypische Plastizität bei Daphnien, andererseits aber auch Indizien für Introgression von anderen Gruppen sein könnten.

Die letzte Revision zur Systematik des *hyalina/galeata* - Komplexes stammt aus dem Jahr 1986 (Flößner & Kraus 1986). Die Studie basiert auf morphologischen Kriterien und führt zu einem Bestimmungsschlüssel mit dem man *D. cucullata* Sars, *D. hyalina* Leydig, *D. galeata* Sars und Hybride zwischen *D. cucullata* und *D. galeata* unterscheiden kann. Auf eine morphologische Trennung etwaiger Hybride zwischen *D. galeata* und *D. hyalina* bzw.

zwischen *D. hyalina* und *D. cucullata* wird jedoch nicht eingegangen. Wichtigste Unterscheidungsmerkmale zwischen *D. galeata*, *D. hyalina* und Hybriden von *D. galeata* mit *D. cucullata* sind nach Flößner & Kraus hauptsächlich die Ausprägung des Rostrums, d.h. des Kopfumrisses an der Region der Enden der ersten Antennen am Kopfunterrand („antennular mound“), der lateralen Kanten am Rostrum sowie die Größe des Ocellus und nur sekundär die Ausbildung eines Kopfspitzes bzw. Helmes. So kann man *D. galeata* durch die kurze „antennular-mound-Form“ von *D. hyalina* trennen. Hybride zwischen *D. galeata* und *D. cucullata* erkennt man an stumpfen lateralen Rostrumkanten, im Gegensatz zu scharfen Kanten bei der Elternart *D. galeata*. Außerdem ist bei diesen Hybriden der Ocellus nur schwach pigmentiert. Für *D. galeata* werden insgesamt zwei Formenkreise angegeben: *typica* und *gracilis*. Im Bodensee konnten die gleichen Autoren mit diesem neuen Schlüssel die „typischen“ Phänotypen der Arten *D. hyalina*, *D. galeata* (mit allen Übergängen zwischen den beiden Formenkreisen *typica* und *gracilis*), und die selten vorkommenden Hybride zwischen *D. galeata* und *D. cucullata* voneinander trennen.

Diese Revision erlaubt jedoch bei meinen Tieren nicht in jedem Fall eine eindeutige morphologische Zuordnung von Tieren zur Hybridgruppe bzw. zu den „typischen“ Arten. Große Schwierigkeiten ergeben sich beispielsweise bei der morphologischen Abgrenzung der „Art“ *D. galeata*: Die Gruppe *Dg₂* im Hartsee ähnelt zwar einer Form mit unregelmäßigem Oberkopf, die von Flößner & Kraus als *D. galeata* Sars bezeichnet wird (Flößner & Kraus 1986, S. 104, Abb. 3, Plate V). Andere Formen im Hartsee und im Obinger See, die von mir nach dem alten Schlüssel zu *D. longispina* gestellt wurden, wären jedoch ebenfalls als *D. galeata* zu bezeichnen: Neonate Tiere dieser Gruppe besaßen in Klonkultur oft einen Kopfspitz in Kopfmittle. Zusammen mit der Ausprägung des „antennular mound“ rückt diese Tatsache diese Gruppe in die Nähe der Art *D. galeata obtusa*. Andere Typen, die in der Diskriminanzanalyse wie *Dl₂* ebenfalls in die *D. longispina*-Gruppe fielen, darunter auch Tiere der *Dl₁*-Gruppe, ähneln dagegen stark der in der Revision als *D. galeata pulchella* bezeichneten Form. So würden alle adulten Tiere, die, vor allem wegen ihrer niedrigen Crista und der relativ großen Augen, oder weil sie weder *D. hyalina* noch *D. galeata* zugeordnet werden konnten, von mir nach dem alten Schlüssel (Flößner 1972) als *D. longispina* identifiziert wurden, nach der Revision von 1986 gemeinsam mit der *Dg₂*-Gruppe der „Art“ *D. galeata* angehören. Hohe Heterozygotiewerte bei einer der beiden *D. longispina*-Gruppen, *Dl₁*, lassen vermuten, daß auch diese Gruppe hybridogenen Ursprung hat. Genetische Abstände zu *D. hyalina*-Klonen ($D=0.091$) und *Dl₂* ($D=0.033$), über 22 Loci berechnet, sind jeweils sehr gering und ebenfalls Indizien für enge verwandtschaftliche Verhältnisse. Berücksichtigt man also, daß eine der beiden *D. longispina*-Gruppen, *Dl₁*, Hybridcharakter besitzt, würde dies die jüngst reklassifizierte „Art“ *D. galeata* wieder zu einem Artenkomplex machen, der aus Hybridgruppen und anderen morphologisch und genetisch disjunkten Gruppen besteht.

Auch ein anderer Grund spricht dafür, daß die zunächst als *D. longispina* angesprochenen Gruppen eher in die *D. galeata*-Gruppe gehören. Arbeiten über *D. longispina* O. F. Müller wurden häufig an Formen in Norwegen gemacht, die gemeinsam mit *D. pulex* vorwiegend in kleineren Teichen vorkommen. Man fand s.T. erstaunlich enge genetische verwandtschaftliche Beziehung zwischen diesen beiden Gruppen ($D = 0.10$, Korpelainen 1986), obwohl sie morphologisch sehr deutlich an den Kämmen an der Furkal-Klaue unterschieden werden können. In den Klonanalysen in dieser Arbeit unterschieden sich jedoch die Allelspektren aller untersuchten Klone, auch der als *D. longispina* bezeichneten Klone, sehr stark von dem eines *D. pulex* - Laborklones, der bei allen Enzymfärbungen zur Kontrolle mit angefärbt worden war.

Für *D. hyalina* ist die Situation mindestens genauso komplex: In den verschiedenen Seengebieten unterscheiden sich die von mir provisorisch (nach Flößner 1972) als *D. hyalina* bezeichneten Daphniengruppen morphologisch sehr deutlich. Während sie in der Gegend um Seon (Brunnsee, Klostersee, Obinger See, Seeleitensee) eher der *D. hyalina typica* Leydig (Flößner 1972) gleichen, ähneln sie im Gebiet um Eggstätt (Hartsee, Pelhamer See, Langenbürgner See) mehr den Formen, wie sie Mort und Wolf (1986) für diese Art beschreiben. Im Brunnsee findet man adulte *D. hyalina*-Formen (nach Flößner 1972), die durch die Konstellation ihres Antennularhügels (antennular mound) nach Flößner & Kraus (1986) nunmehr zur *D. galeata*-Gruppe zu stellen wären. Nie wurden in diesem See jedoch Formen gefunden, die wenigsten in den ersten Juvenilstadien einen für *D. galeata* typischen Kopfspsitz ausbildeten. Man findet zudem alle Übergänge zu Formen, die einen für *D. hyalina* typischen Merkmalskomplex (nach Flößner & Kraus 1986) besitzen. In der Diskriminanzanalyse konnte keine morphologische und genetische Trennung zwischen all diesen einzelnen Gruppen erkannt werden. Auch in der Clusteranalyse wurden alle Klone aus dem Brunnsee mit morphologisch „typischen“ *D. hyalina*-Klonen (aus Harstee, Langenbürgner See und Pelhamer See) gemeinsam in ein Cluster positioniert, relativ deutlich entfernt von *D11* bzw. *D12*-Klonen (aus dem Hartsee und Obinger See), die nach Flößner & Kraus (1986) nunmehr in die *D. galeata*-Gruppe gehören. Die systematische Stellung der Daphnien im Brunnsee rückt aufgrund all dieser Befunde damit eher in die Nähe der Art *D. hyalina*. Die *D. hyalina*-Formen (nach Flößner 1972) aus dem Klostersee wurden als *D. hyalina* Leydig (Hrbáček pers. Mitt.) bestimmt. Auch in diesem See sind die Tiere wie aus Abb. 3.1.4, Pkt. 3.1.2.4 zu erkennen ist, morphologisch sehr variabel. Aufgrund ihres „antennular mound“ würden sie auch nach Flößner & Kraus (1986) als *D. hyalina* bezeichnet werden. Der Seeleitensee liegt geographisch zwischen diesen beiden Seen. In diesem See wurden alle Übergänge zu Daphnienformen gefunden, wie sie im Brunnsee oder auch im Klostersee vorkommen können. Nie wurden Formen gefunden, die einen Helmansatz erkennen lassen.

Im Seeleitensee wurden beim Auszählen der Proben besondere Daphnienformen gefunden, die in Laborkultur nie entdeckt worden waren und die die systematische Zuordnung der Tiere erschweren. Es traten meist im Herbst juvenile Tiere auf, die ab dem 2. oder 3. Häutungsstadium bis etwa zum 5. Häutungsstadium (1. Adultstadium) Nackenzähnnchen besitzen. Auch Männchen wurden mit solchen Nackenzähnnchen gefunden. Neben diesen besonderen Formen kommen gleich alte und ansonsten ähnlich geformte Tiere bzw. Männchen auch ohne diese Zähnnchen vor. Dies könnte die systematische Stellung der Daphnien aus dem Seeleitensee in die Nähe der *D. rosea* Sars rücken, der einzigen pelagischen Daphnienart, von der bisher solche Ausbildungen berichtet wurden (Brooks 1957). Im europäischen Raum sind die bisherigen Fundorte dieser Art nicht gut belegt. Im Bestimmungsschlüssel nach Flößner (1972) fehlt im übrigen der Hinweis auf die sehr charakteristischen Nackenzähnnchen. Ähnliche Nackenzähnnchen sind jedoch auch bei anderen Daphniengruppen (s.B. *D. pulex*) bekannt. Sie gelten als Abwehrmechanismen gegen evertbrate Räuber (Havel 1985) und werden durch chemische Substanzen induziert, die von Räufern (*Chaoborus*) ins Wasser abgegeben werden. Als taxonomische Merkmale erscheinen sie deshalb ungeeignet, da sie in verschiedenen Daphniengruppen induzierbar sind. Die mit Nackenzähnnchen versehenen Tiere stellen im Übrigen in der *D. hyalina*-Formengruppe ein Novum dar. Es wäre interessant zu wissen, ob sie von *Chaoborus*-Larven ausgelöst wurden, die ebenfalls in diesem See vorkamen.

Genetische Distanzen zwischen den Populationen aus den drei Seen Brunnsee, Klostersee und Seeleitensee liegen (über drei Loci) zwischen 0 und 0.15 und damit im Bereich der Distanzwerte, die eine gemeinsame Artsuordnung rechtfertigen, wenn man berücksichtigt, daß sie über drei polymorphe Loci berechnet, mindestens das 3-fache des tatsächlichen Abstandes betragen, wie in Pkt. 3.1.3.3 gezeigt werden konnte. Diese Werte stimmen mit Literaturwerten, die eine gemeinsame Artsuordnung rechtfertigen, dann gut überein. Auch in den Seen um Eggstätt (Hartsee, Langenbürgner See und Pelhamer See) gibt es morphologisch leicht verschiedene Formen. Jedoch sind die Tiere dieser *D. hyalina*-Gruppe morphologisch homogener als im Gebiet um Seon. Zur Vereinfachung werden alle Tiere aus beiden Seengebieten, die morphologisch in den *D. hyalina*-Formenkreis fallen, als „*D. hyalina*“ deklariert, was insofern gerechtfertigt erscheint, da die genetischen Distanzen basierend auf drei bzw. 22 Loci in den intraspezifischen Wertebereich fallen. Weitere Hinweise für enge genetische Gemeinsamkeiten dieser Tierpopulationen sind zudem die Ergebnisse der Clusteranalysen, die auf 22 Enzymloci aufbauten: Klone, die morphologisch in den *D. hyalina*-Formenkreis (Flößner 1972) fallen, werden alle in ein gemeinsames Cluster plziert.

In sechs der untersuchten Seen (Hartsee, Obinger See, Klostersee, Pelhamer See, Langenbürgner See, Seeleitensee) wurden Tiere gefunden, die morphologisch in die *Dg*₁-Gruppe fallen. Im Seeleitensee kamen Tiere der hier nicht weiter differenzierten *Dg*₁-Gruppe (sie

wurden nicht in Klonkultur genommen und wurden deshalb nur an drei Loci untersucht) nur gemeinsam mit *D. hyalina* vor. In den übrigen Seen kamen Tiere der D_{g1} -Gruppe stets neben *D. cucullata* und *D. hyalina* und manchmal auch gemeinsam mit Tieren der *D. longispina*-Gruppe und D_{g2} -Gruppe vor. In der D_{g1} -Gruppe konnten noch einmal zwei Untergruppen (D_{g11} , D_{g12}) genetisch differenziert werden. Auf mehrere Weise konnte gezeigt werden, daß die beiden D_{g1} -Gruppen Hybridcharakter besitzen. Hohe Heterozygotiewerte, die Positionierung in der Clusteranalyse und intermediäre genetische Abstände zu jeweils einer der potentiellen Elternarten waren ausschlagkräftige genetische Indizien. Die Multi-Locus-Heterozygotie ist auch zwischen anderen Daphnienarten (Hebert 1985) aber auch bei anderen Tiergruppen z.B. Eidechsen (Cole 1985) das beste Indiz, daß Hybridisierung stattgefunden hat. Ferner ist die stets *D. cucullata*-ähnliche Morphologie ein weiterer Punkt, der für den Hybridcharakter dieser Gruppe spricht. Morphologische und genetische Indizien legen also nahe, daß *D. cucullata* eine der Elternarten ist und der zweite Elternteil vermutlich aus einer der übrigen koexistierenden Gruppen wie *D. hyalina* bzw. *D. longispina* stammt. Er könnte aber auch aus der D_{g2} -Gruppe stammen, die nicht in Klonkultur genommen wurde. Alle Tiere dieser D_{g1} -Hybridgruppe ähneln morphologisch stark einer *D. galeata gracilis* Hellich-Form, die schon lange bekannt ist. Sie entspricht der Gruppe, die von Flößner & Kraus (1986) als Hybridgruppe zwischen *D. galeata* und *D. cucullata* beschrieben wird. So wurden beispielsweise Tiere der D_{g1} -Gruppe aus dem Klostersee als *D. galeata gracilis* Hellich bestimmt (Hrbáček pers. Mitt.).

Innerhalb der als D_{g1} - bzw. *D. hyalina*-Gruppe bezeichneten Formenkreise sind morphologische Unterschiede mit genetischen Feindifferenzierungen bezüglich eines einzigen Locus (GOT-1) nicht korreliert, wie dies für das Seengebiet um Plön/Schleswig-Holstein beschrieben wird. Im norddeutschen Raum wurden nämlich beim Vergleich der drei „Arten“ *D. hyalina*, *D. galeata* und *D. cucullata* Formen gefunden, die sowohl von ihrer Morphologie als auch vom Allozymgenotyp her (GOT-1) genau intermediär zwischen den Arten stehen (Wolf & Mort 1986; Wolf 1987a). Intermediäre Genotypen wurden von den gleichen Autoren auch vom Bodensee beschrieben. Die Hybridisierungstypen sind dort, wie bereits erwähnt, heterozygot am GOT-1-Locus und tragen eines der jeweils diagnostischen Elternallele. Rückkreuzungen, die dieses einfache Schema stören, wurden allerdings nur sehr selten beobachtet.

Hybridverdächtige heterozygote GOT-1-FM-Klone innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe unterscheiden sich dagegen im Seoner Raum morphologisch nicht von den koexistierenden homozygoten GOT-1-MM-, bzw. GOT-1-FF-Klongruppen, wie es durch Diskriminanzanalysen gezeigt werden konnte. Ferner differiert der Heterozygotiegrad der GOT-1-FM-Klone nicht von dem der beiden homozygoten GOT-1-Klongruppen. Er liegt, wie auch der Polymorphiegrad, ungefähr im Bereich von Literaturwerten wie sie für litorale Daphniengruppen

angegeben werden ($0.014 \leq H \leq 0.162$; $0.05 \leq P \leq 0.774$; Heterozygotie (H) und Polymorphismus (P) über 16 Loci berechnet; Hebert & Moran 1980; Hebert & McWalter 1983; vgl. Nevo et al. 1984). Genetische Distanzen zwischen den drei *hyalina* GOT-1-Klongruppen liegen bei $0.026 \leq D \leq 0.084$ (über 22 Loci berechnet) und fallen damit deutlich in den intraspezifischen Wertebereich. Hauptsächlich die Gruppierung der verschiedenen *hyalina*-GOT-1-Klongruppen in gemeinsame Cluster macht es unwahrscheinlich, daß eine der Gruppen eine Hybridgruppe ist.

Innerhalb der Dg_1 -Gruppe war zwar eine Feindifferenzierung möglich (Dg_{11} und Dg_{12}), aber diese war nicht GOT-1-spezifisch. In Diskriminanzanalysen konnte kein Zusammenhang zwischen morphologischen Details und einem bestimmten GOT-1-Genotyp erkannt werden. In Clusteranalysen war ebenfalls keine Auftrennung anhand des GOT-1-Locus zu erkennen. Genetische Distanzen zwischen den beiden heterozygoten GOT-1-Klongruppen waren über 22 Enzymloci im übrigen so klein, daß es höchst unwahrscheinlich ist, daß verschiedene Elterntypen involviert sind.

Während Flößner & Kraus (1986) in ihrer morphologischen Analyse nie Hinweise für Rückkreuzung fanden, gibt es sehr selten Indizien für Rückkreuzungen in den genetischen Analysen von Wolf & Mort (1986). Die Seltenheit mit der Rückkreuzungen gefunden wurden, gilt gemeinsam mit der deutlichen Korrelation zwischen Allelen am GOT-1-Locus und der Morphologie bei Hybriden bzw. Elternarten, als Hinweis (Wolf 1987a), daß Introgression zwischen Daphnienarten nur sehr schwach ist, so daß „typische“ Arten mit abgegrenzten Merkmalskomplexen erhalten bleiben können. Rückkreuzungen sind im Seoner Gebiet nicht leicht zu erkennen, da die genetische Variabilität innerhalb der einzelnen Gruppen relativ groß sein kann. Sie sind jedoch vermutlich auch hier selten. Häufigere Hybridisierungen zwischen *D. hyalina* und *D. cucullata* wären naheliegende Gründe dafür, daß die morphologische Variabilität der Hybridengruppe Dg_1 noch größer ist als die bisher beschriebene.

Auch bei *D. hyalina* in den Seen um Seon (s.B. Brunnsee, Seeleitensee) könnten morphologische Merkmalskomplexe durch stärkere Introgression verwischt sein. Es ist jedoch genauso denkbar, daß die morphologische Plastizität dieser Art hier einfach größer als in anderen Gebieten ist. Bei dieser Sachlage erscheint es jedenfalls künstlich, aus dem breiten morphologischen Spektrum einen bestimmten Phänotyp als arttypisch zu bezeichnen.

Nicht nur die Morphologie, sondern auch die Allozymspektren der in der Literatur mit dem gleichen Namen bezeichneten Daphniengruppen können sich demnach von Gebiet zu Gebiet unterscheiden. Auch bei der Suche nach den Elternarten von Bastardgruppen scheinen Verallgemeinerungen nicht ohne weiteres möglich zu sein. Die verschiedenen Vorgeschichten bei der Besiedlung der Seen, sowie seespezifische Unterschiede, die die Morphologie modifikatorisch beeinflussen können, sind denkbare Ursachen für die augenscheinlich fehlende Regelmäßigkeit.

3.2 Genetische Variation bei *Daphnia hyalina*

3.2.1 Einleitung

Veränderungen in der genetischen Zusammensetzung in Populationen von Cladoceren, die sich in einem Zeitraum von wenigen Monaten oder Jahren bewegen, können prinzipiell mehrere Ursachen haben:

Genetische Drift kann in kleinen Teichpopulationen eine Rolle spielen, nicht jedoch in den oft riesigen Populationen in Seen, wenn man voraussetzt, daß die effektive Populationsgröße dementsprechend groß ist. Drift kann jedoch bei der Kolonisierung neuer Habitate von Bedeutung sein. Die Mutationsrate ist bei allen Tierarten zu gering, als daß mit Mutation allein das Ausmaß an bisher beobachteter genetischer Variation in den zur Diskussion stehenden Zeitspannen erklärt werden könnte. Eine weitere Möglichkeit sind genetische Austauschprozesse zwischen Nachbarpopulationen, die die Genotypstruktur einer Population verändern können. Dabei sind Austausche zwischen einzelnen Populationen durch passive Verdriftung (Wasserströmung, Winddurchmischung) und durch Wasservögel oder Fische möglich. Auch Selektionseffekte sind zu erwarten, da die Faktoren, die Geburts- und Sterberaten beeinflussen (Nahrungsangebot, Feindfraß) selbst starken Schwankungen unterliegen, die zum Teil einem Jahreszyklus folgen und breite Spektren aufweisen können. Jahreszeitliche Frequenzzyklen wurden bis jetzt jedoch nie beobachtet. Sie würden implizieren, daß mit der Umwelt korrelierte Faktoren selektiv wirksam wären. Die zum Teil drastischen temporalen und räumlichen Fluktuationen der Genotypfrequenzen bei Daphnienarten aus Kleingewässern (Hebert 1984c, d; Lynch 1983; Young 1979a, b) legen stark wirkende Selektionskräfte nahe. Die im Gegensatz hierzu an pelagischen Arten beobachtete, längerfristige Stabilität der Genotypzusammensetzung (Mort & Wolf 1985; Wolf 1985) könnte einerseits darauf beruhen, daß sich kurzseitliche Selektionsunterschiede langfristig kompensieren (z.B. zwischen Vermehrungsrate und Überlebenschance). Andererseits wird aber auch spekuliert, daß vielleicht früher eine Selektion für mehrere plastische „Generalisten“-Klone stattfand, die s.T. über umweltinduzierte phänotypische Modifikationen, nunmehr an saisonal unterschiedliche Umweltbedingungen ähnlich gut angepaßt sind, so daß nur geringe Genotypfrequenzverschiebungen resultieren (Lynch 1983). Auch zu den übrigen Punkten liegen unterschiedliche und zum Teil widersprüchliche Ergebnisse vor. Bei *D. magna*, einem Bewohner kleiner eutropher Teiche und litoraler Bereiche, überraschte — bei zoogeographisch gesehen weitgehender phänotypischer Uniformität — das große Ausmaß kleinräumiger genetischer Variation (Hebert 1974d; Korpelainen 1986c). Genfluß zwischen einzelnen Populationen scheint danach bei dieser Art selbst innerhalb eines Gewässers, zumindest im Litoral, stark limitiert zu sein, jedenfalls relativ zu anderen Prozessen wie Selektion und Drift. Auch bei

pelagischen Daphnien (*D. cucullata*) fand man deutlich verschiedene Genotypstrukturen in verschiedenen Buchten eines Sees und neben kurzfristigen Trends in der Änderung der klonalen Zusammensetzung einer Population auch langfristige Veränderungen über einige Jahre hinweg (Jacobs pers. Mitt.). Andererseits gibt es bei der gleichen pelagischen Daphnienart, in einem anderen See, Indizien für deutlichen Genaustausch innerhalb eines Sees bei geringer zeitlicher Variation der Genotypfrequenzen (Wolf 1985).

Man fand auch in Laborversuchen vermehrt Indizien dafür, daß Klone ökologisch nicht äquivalent sind (Loaring & Hebert 1981; Hebert & Crease 1983; Weider & Lampert 1985; Weider & Hebert 1986; Carvalho 1987). Klone reagierten beispielsweise unterschiedlich auf Temperatur, Sauerstoff- und Salzgehalt des Wassers. Manche Untersuchungen führten zu widersprüchlichen Ergebnissen. So zeigten Konkurrenzexperimente an *D. pulex* eindeutige klonale Unterschiede bezüglich des Wachstums und der Lebensdauer (Loaring und Hebert 1981). Weitere Versuche an der gleichen Art ergaben zwar ebenfalls Unterschiede bezüglich einiger Eigenschaften (Körpergröße, Gelegegröße, etc., Lynch 1983) müssen jedoch in Frage gestellt werden, da möglicherweise Arten vermischt wurden (Hebert 1984). Wolf (1983) konnte dagegen bei *D. cucullata* in ähnlichen Konkurrenzversuchen keinerlei klonale Unterschiede finden.

Besonders für pelagische Arten gibt es nur wenige Untersuchungen in dieser Richtung. Bei der Bestimmung von Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Populationen verschiedener taxonomischer Gruppen (Pkt. 3.1.2.6) fiel auf, daß sich prinzipiell die Populationen genetisch am ähnlichsten waren, die auch am nächsten benachbart waren. Innerhalb jeder Gruppe gab es jedoch Ausnahmen: manche Populationen waren genetisch stark von ihren Nachbarpopulationen verschieden. Dies könnte auf lokal verschiedenen Selektionsunterschieden beruhen, die Austauschprozessen überlagert sind. Um Indizien für Selektion genauer zu untersuchen, sollte an einer pelagischen Daphnienart, *D. hyalina*, zunächst die genotypische Vielfalt in einzelnen Populationen erfaßt werden. Anhand der zeitlichen Muster der genotypischen Zusammensetzung einer Population sollte darauf geprüft werden, ob ein Zusammenhang mit saisonal unterschiedlichen Umweltfaktoren zu erkennen ist. Gleichzeitig sollte die räumliche Struktur an verschiedenen Stellen des gleichen Sees untersucht werden. Räumlich verschiedene Muster der Genotypstrukturen innerhalb eines Sees könnten nämlich eventuell lokal verschiedene Selektionskräfte widerspiegeln, die Austauschprozessen innerhalb eines Sees überlagert sind. Räumliche Muster in der genotypischen Zusammensetzung von Populationen verschiedener Seen könnten schließlich Indizien dafür liefern, daß großräumig Austauschprozesse stattfinden.

3.2.2 Genotypische Vielfalt

In den hier beschriebenen Analysen wurden die Tiere der drei Seen Brunnsee, Seeleitensee und Hartsee einbezogen, die mittels Diskriminanzanalysen in eine morphologisch und genetisch definierte Gruppe fielen. Sie wurden, dem Schlüssel von Flößner (1972) folgend, als *D. hyalina* deklariert. Die Einzeltiere aus den Freilandfängen wurden, wie bereits beschrieben, an den drei polymorphen Enzym-Loci GPI, GOT-1 und PGM untersucht.

In den Freilandpopulationen wurden immer mehr als 50% der aufgrund von Rekombination zu erwartenden Klone bzw. Klongruppen gefunden: Im Brunnsee wurden von insgesamt 90 potentiell möglichen Klongruppen (GPI: 2 Allele, GOT-1: 2 Allele, PGM: 4 Allele $\Rightarrow 3 \times 3 \times 10 = 90$ Klongruppen) über einen Zeitraum von zwei Jahren insgesamt 60 verschiedene gefunden (= 67%). Im Seeleitensee sind wie im Brunnsee durch die Allelkombinationen an den drei Loci GPI, GOT-1 und PGM 90 verschiedene Klongruppen möglich. Gefunden wurden davon, über einen Zeitraum von zwei Jahren, 49 (= 54%). Im Hartsee sind insgesamt nur 18 Klongruppen möglich (GPI: 1 Allel, GOT-1: 2 Allele, PGM: 3 Allele $\Rightarrow 1 \times 3 \times 6 = 18$ Klongruppen). Gefunden wurden davon, über einen Zeitraum von 1½ Jahren, 13 (= 72%).

In den Seen wurden immer die Klongruppen nicht gefunden, die unter Zugrundelegung von Hardy-Weinberg-Proportionen sehr selten zu erwarten sind (<4% im Brunnsee, <2% im Seeleitensee, <0.01 % im Hartsee) und deshalb vermutlich rein zufällig in den Proben fehlten. Das bedeutet, daß nahezu jeder Genotyp, der von den vorherrschenden Allelfrequenzen her häufig genug war (nach Hardy-Weinberg), auch in den Proben gefunden wurde. Dies kann als ein Indiz dafür gewertet werden, daß bisexuelle Prozesse für ausreichende Nachlieferung aller Genotypen durch Rekombination sorgen. Keine der häufigeren Klongruppen wird offensichtlich auf Dauer durch Drift oder Selektion aus den Seen eliminiert.

3.2.3 Zeitliche Muster

Stichproben von Populationen der Art *D. hyalina* wurden im Brunn- und Seeleitensee über zwei Jahre, im Hartsee über 1½ Jahre, meist an zwei Stellen pro See entnommen und elektrophoretisch untersucht. Proben wurden etwa vierwöchentlich entnommen, einmal auch über die Wintermonate (1983/84) unter Eis. Wenn die Seen nicht befahrbar waren oder keine tragfähige Eisfläche besaßen, wurden keine Proben gesammelt. Im folgenden wird zunächst der zeitliche Verlauf der genetischen Populationsstrukturen an je einer Probestelle pro See über den gesamten Untersuchungszeitraum betrachtet. Darauf werden die Ergebnisse in den einzelnen Seen besprochen und zum Schluß die drei Seen verglichen.

3.2.3.1 Populationsstruktur innerhalb der Seen

F-Statistik

Um eine Aussage machen zu können, wie homogen die Populationen innerhalb eines Sees über die Zeit sind, wurden zunächst F-Statistiken für seitlich aufeinanderfolgende Populationsstichproben an je einer Probestelle der drei Seen berechnet. Es ergab sich für die F_{ST} -Werte, daß die Gesamtschätzwerte über drei Loci in allen drei Seen sehr klein sind. Mit den Stichproben, die innerhalb von zwei Jahren im Brunnsee an Stelle 1 gesammelt worden waren, erhält man einen Wert von $F_{ST} = 0.041$ ($n = 19$, $s = 0.009$, s : Standardfehler). Im Seeleitensee erhielt man für seitlich aufeinanderfolgende Populationsstichproben über zwei Jahre einen Gesamtschätzwert von $F_{ST} = 0.009$ ($n = 19$, $s = 0.003$), im Hartsee über $1\frac{1}{2}$ Jahre den Wert: $F_{ST} = 0.008$ ($n = 16$, $s = 0.003$). Obwohl die seitliche genetische Differenzierung in allen drei Seen nur sehr klein ist, ist sie im Brunnsee signifikant höher als in jedem der beiden anderen Seen ($p < 0.001$).

BRUNNSEE

Für beide Probestellen, die ca. 200 m, auseinanderlagen wurde der seitliche Verlauf der Genotypfrequenzen für jeden der drei untersuchten Loci dargestellt (Abb. 3.2.1, Abb. 3.2.2). Parallel dazu wurde der Temperaturverlauf (mittlere Temperatur der Wassersäule) und die Secchi-Sichttiefe eingezeichnet. Die Stichprobengrößen sind für jeden Termin angegeben. Betrachtet man zunächst den seitlichen Verlauf an Stelle 1 (Abb. 3.2.1), so gewinnt man den Eindruck, daß die genetischen Strukturen innerhalb der Population an allen drei Loci relativ homogen über die Zeit sind, wobei die genetische Differenzierung am PGM-Locus am stärksten ist. Dies spiegelt den niedrigen F_{ST} -Schätzwert über alle drei Loci wider. Dennoch sind kurze abrupte Veränderung der Genotypstruktur zwischen aufeinanderfolgenden Probeentnahmeterminen erkennbar, beispielsweise am GPI-Locus zwischen den Terminen 7/83 und 9/83, am GOT-1-Locus und am PGM-Locus jeweils zwischen den Terminen 6/84 und 7/84. Es sind auch Trends zu erkennen, die über mehrere Monate verlaufen. Ein Beispiel ist dafür ist am GPI-Locus die Verschiebung zwischen 8/83 und 12/83. Besonders auffällig sind jedoch die langfristigen Verschiebungen in der genotypischen Zusammensetzung der Population am GOT-1- und PGM-Locus. Am GOT-1-Locus hat beispielsweise der FF-Genotyp zu Beginn der Untersuchung (6/83) eine Häufigkeit unter 30%. Am Ende des Untersuchungszeitraums (7/85) erreicht er Frequenzen von weit über 50%. Entsprechend nimmt die Frequenz der übrigen Genotypen ab. Auch am PGM-Locus ist eine solche längerfristige Verschiebung der Genotypfrequenzen über die Zeit zu erkennen: zu Beginn des Untersuchungszeitraums (7/83) hat beispielsweise der M_1M_1 -Genotyp eine Häufigkeit von etwa 30%, am Ende (7/85) nur noch eine Häufigkeit von weniger als 10%.

Ein Jahresrhythmus in der Häufigkeit bestimmter Genotypen läßt sich nicht erkennen.

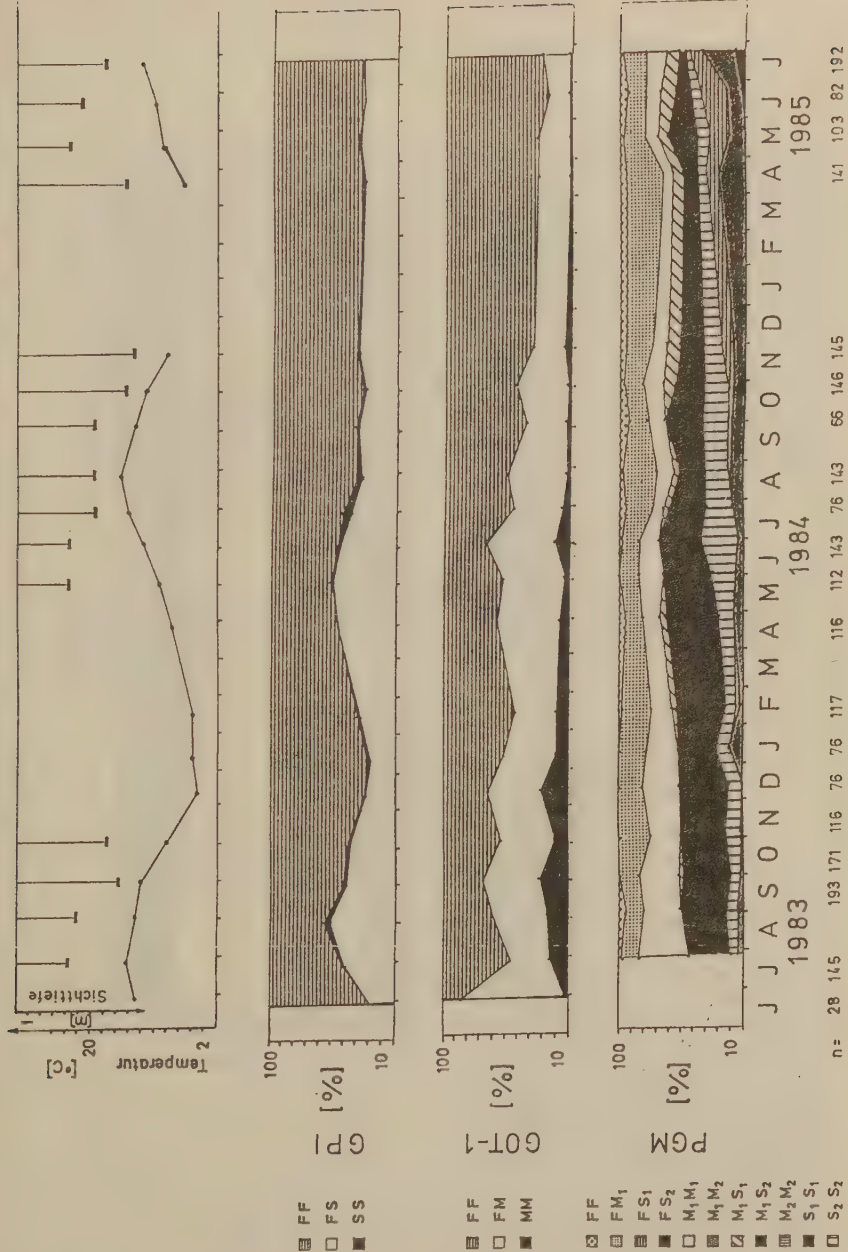


Abb. 3.2.1 Zeitliches Muster der Genotypfrequenzen an den drei polymorphen Enzymloci GPI, GOT-1, PGM bei *D. hyalina* im Brunnsee (Stelle 1) in Zusammenhang mit Sichttiefe und Temperatur. Die jeweiligen Stichprobengrößen (n) sind für jeden Termin eingetragen. Legende: Zusammenfassung verschiedener Genotypen pro Locus, die in einem der drei untersuchten Seen gefunden wurden.

Dementsprechend wurden keine Korrelationen zwischen Genotypfrequenzen und gemessenen Umweltfaktoren (Temperatur, Sichttiefe) deutlich. Dazu wurden die Frequenzen der häufigsten Genotypen (bezogen auf einen Locus, 2-Loci, bzw. 3 Loci) gegen die Temperatur, beziehungsweise Sichttiefe, geplottet und in fraglichen Fällen parameterfreie Korrelationen zwischen den Variablen berechnet. Nachdem alle Ergebnisse negativ waren, soll auf deren Darstellung verzichtet werden.

Mit χ^2 -Tests und Korrelationen zwischen der Zeit und Allelfrequenzen kann man belegen, daß viele der abrupten Veränderungen, kurzfristige (über mehrere Monate s.o.) und auch langfristige Trends (über zwei Jahre) signifikant sind. Die signifikanten Veränderungen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Terminen sind beispielhaft für die Probestelle 1 im Brunnsee dargestellt (Tab. 3.2.1):

Tab. 3.2.1 Signifikante Genotypfrequenzverschiebungen (χ^2 -Test) bei *D. hyalina* im Brunnsee an aufeinanderfolgenden Terminen an Probestelle 1. +: $p < 0.05$; -: nicht signifikant. Locuskombinationen: X: (GPI×GOT-1); Y: (GPI×PGM); Z: (GOT-1×PGM); Set: (GPI×GOT-1×PGM)

Set	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Z	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+
Y	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
X	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
PGM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
GOT-1	+	+	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+
GPI	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Monate	6 7	7 9	9 10	10 11	11 12	12 1	1 2	2 4	4 5	5 6	6 7	7 8	8 9	9 10	10 11	11 4	4 5	5 6	6 7
	1983					1984					1985								

(Die Signifikans im χ^2 -Test hängt von der Zahl der miteinbezogenen Loci ab. Generell gilt, daß bei sehr geringer Häufigkeit bestimmter Gruppen Einzelkategorien solange zusammengefaßt werden müssen, bis der Erwartungswert > 5 ist. Dadurch kann u. U. die zusätzliche Information, die durch genauere Charakterisierung einer Klongruppe durch mehr Loci erreicht werden sollte, wieder verloren gehen. Dies erklärt, weshalb sich, im Falle von signifikant verschiedenen Werten bei der Betrachtung eines Locus, die Signifikanz nicht notwendigerweise auf die Charakterisierung mit mehreren Loci fortpflanzen muß.)

Am häufigsten waren abrupte Veränderungen am GOT-1-Locus zu beobachten. Dies pflanzte sich meist auf die zwei bzw. drei-Locuskombinationen fort. Es ist jedoch keine Gesetzmäßigkeit in dem Muster zu erkennen.

Kursfristige und trendhafte Veränderungen der Genotypfrequenzen am GPI-Locus sind über mehrere Monate zwischen 8/83 und 12/83 zu erkennen (Abb. 3.2.1). Innerhalb dieser Zeitspanne nahm die Frequenz des Genotyps 'FF' mit der Zeit zu ($r = 0.73$), aufgrund der

geringen Anzahl der Freiheitsgrade ($df = 3$) ist diese Korrelation jedoch nicht signifikant. In die gleiche Richtung weisen jedoch signifikante Korrelationen zwischen der Häufigkeit des Allels 'F' und der Zeit von 6/83 bis 2/84 ($r = 0.85$, $df = 6$, $p < 0.01$) bzw. 4/84 bis 11/84 ($r = 0.78$, $df = 6$, $p < 0.05$).

Eine Möglichkeit, um Fluktuationen von Allelfrequenzen zu veranschaulichen ist, die standardisierte Allelfrequenz des häufigsten Allels darzustellen: Falls die Populationsstichproben homogen sind — in diesem Fall über die Zeit —, dann kann man alle Stichproben zu einer hypothetischen Gesamtpopulation zusammenfassen. Nimmt man dann an, daß alle Stichproben aus einer Population entnommen wurden, so ist die standardisierte Genfrequenz des häufigsten Allels: $d_i = (p_i - p_0) \times \sqrt{\frac{2N_i}{p_0 q_0}}$ annähernd normalverteilt mit dem Mittelwert 0 und der Varianz 1; p_i ist die Genfrequenz des häufigsten Allels in der Stichprobe i , die die Größe N_i hat; p_0 ist die Genfrequenz des häufigsten Allels in der Gesamtpopulation (hier über die Zeit); q_0 ist die Häufigkeit der restlichen Allele ($q_0 = 1 - p_0$). Signifikante Abweichungen vom Mittelwert 0 erhält man für $|d_i| > 2$ (Christiansen et al. 1976). Die standardisierten Genfrequenzen wurden für alle drei Seen für jeden der drei Loci jeweils getrennt für beide Probestellen berechnet.

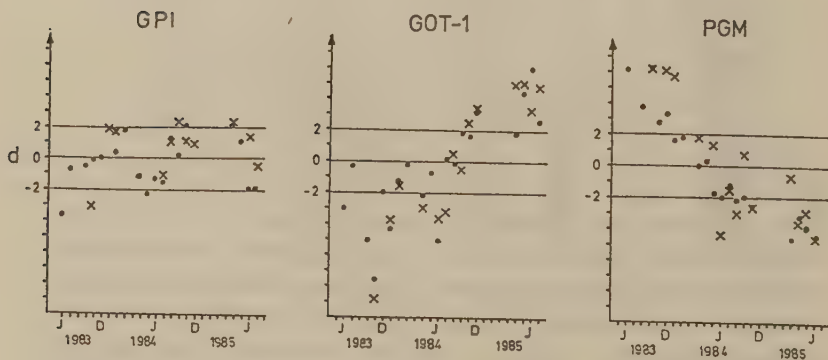


Abb. 3.2.3 Abweichung der standardisierten Genfrequenz (d) des häufigsten Allels vom Mittelwert Null, an drei Enzymloci GPI, GOT-1, PGM, bei Subpopulationen von *D. hyalina* im Brunsee im Verlauf von zwei Jahren. •: Stelle 1; x: Stelle 2 (signifikante Abweichung für $|d| > 2$).

Am GPI-Locus findet man für das häufigsten Allels 'F' an beiden Probestellen in mehr als 20% der Fälle signifikante Abweichungen vom Mittelwert 0 (Abb. 3.2.3). Dies bedeutet,

daß sie nicht statistisch zufällig sind. Man erkennt deutlich die beiden ca. halbjährigen Trends von 6/83 bis 2/84 bzw. von 4/84 bis 11/84. Ausgangs- und Endfrequenzen sind z.T. signifikant vom Mittelwert 0 verschieden. Die Trends waren jedoch jahreszeitlich nicht synchron. Im Jahr 85 wird ein gleichgerichteter Trend nicht sichtbar.

Auch langfristige Genfrequenzverschiebungen waren zu beobachten (Abb. 3.2.3): es besteht eine signifikante positive Beziehung zwischen dem an beiden Stellen häufigsten Allel (F) am GOT-1-Locus und der Zeit ($r = 0.85$, $df = 18$, $p < 0.001$). Am PGM-Locus nimmt die Häufigkeit des Allels 'M₁' dagegen zwischen den Terminen 6/83 und 7/85 mit der Zeit ab ($r = -0.92$, $df = 18$, $p < 0.001$). Gut sichtbar werden diese langfristige Genfrequenzverschiebungen am GOT-1- und PGM-Locus mit standardisierte Genfrequenzen (Abb. 3.2.3). Man erkennt sehr deutlich, daß an diesen beiden Loci der Trend den gesamten Untersuchungszeitraum überstreicht. Ausgangs- und Endsituation sind sowohl voneinander signifikant verschieden als auch vom Mittelwert.

Die Entwicklung an beiden Probestellen im Brunnsee war parallel. Dies wird durch hohe Korrelationen der Allelfrequenzen des jeweils häufigsten Allels, an jedem der drei Loci, zwischen den beiden Probestellen deutlich. (GPI: $r = 0.78$, $df = 12$, $p < 0.001$; GOT-1: $r = 0.94$, $df = 12$, $p < 0.001$; PGM: $r = 0.85$, $df = 12$, $p < 0.001$).

SEELEITENSEE

Der zeitliche Verlauf der Genotypstrukturen im Seeleitensee ist für alle drei untersuchten Loci für beide Probestellen zusammen mit den zeitgleich gemessenen Umweltfaktoren in Abb. 3.2.4 und Abb. 3.2.5 dargestellt. Auch die Stichprobengrößen sind den Abbildungen zu entnehmen. Die beiden Probestellen lagen ca. 300 m auseinander. Wie im Brunnsee sind weder eine Jahresrhythmik noch Korrelationen von Genotypfrequenzen mit den gemessenen Umweltfaktoren zu erkennen.

An beiden Stellen wirken die zeitlichen Muster in den Genotypfrequenzen an jedem der drei Loci sehr homogen. Dies wurde bereits durch den extrem niedrigen F_{ST} -Wert über alle drei Loci ausgedrückt. Aber auch in diesem See sind kurze abrupte Veränderungen zwischen zwei Terminen an beiden Stellen erkennbar wie z.B. an Probestelle 2 zwischen den Monaten 8/84 und 9/84 am GOT-1-Locus (Abb. 3.2.5). Auch an Probestelle 1 waren Unterschiede in der Genotypstruktur zwischen zeitlich verschiedenen Populationsstichproben zu finden ($p < 0.05$, mit + markiert, Tab. 3.2.2):

Am häufigsten werden signifikante Unterschiede bezüglich des PGM-Locus gefunden, z.B. zwischen den Monaten 7/83 und 9/83, 9/83 und 10/83. Aber auch bezüglich der beiden anderen Loci, bzw. der zwei- bis drei-Locuskombinationen, wie zwischen 6/84 und 7/84, findet man signifikante Unterschiede. Ein regelmäßiges Muster wird jedoch nicht deutlich.

Kurzfristige Trends in der Änderung von Genotypfrequenzen sind zwar erkennbar, wie zwischen den Monaten 7/84 und 10/84 am GOT-1-Locus an Probestelle 1 (Abb. 3.2.4).

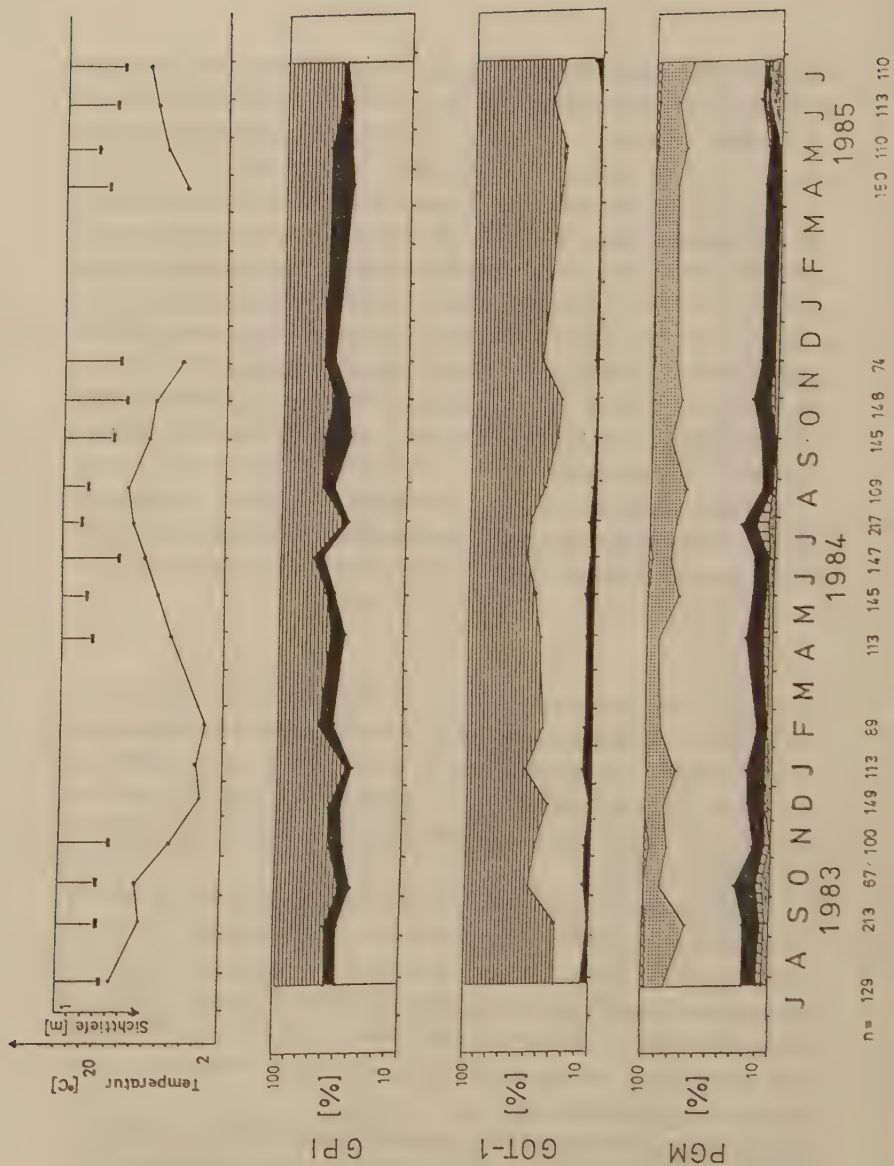


Abb. 3.2.4 Zeitliches Muster der Genotypfrequenzen an den drei polymorphen Enzymloci GPI, GOT-1, PGM bei *D. hyalina* im Seeleitensee (Stelle 1) in Zusammenhang mit Sichttiefe und Temperatur. Die jeweiligen Stichprobengrößen (n) sind für jeden Termin eingetragen. Genotypen s. Legende Abb. 3.2.1.

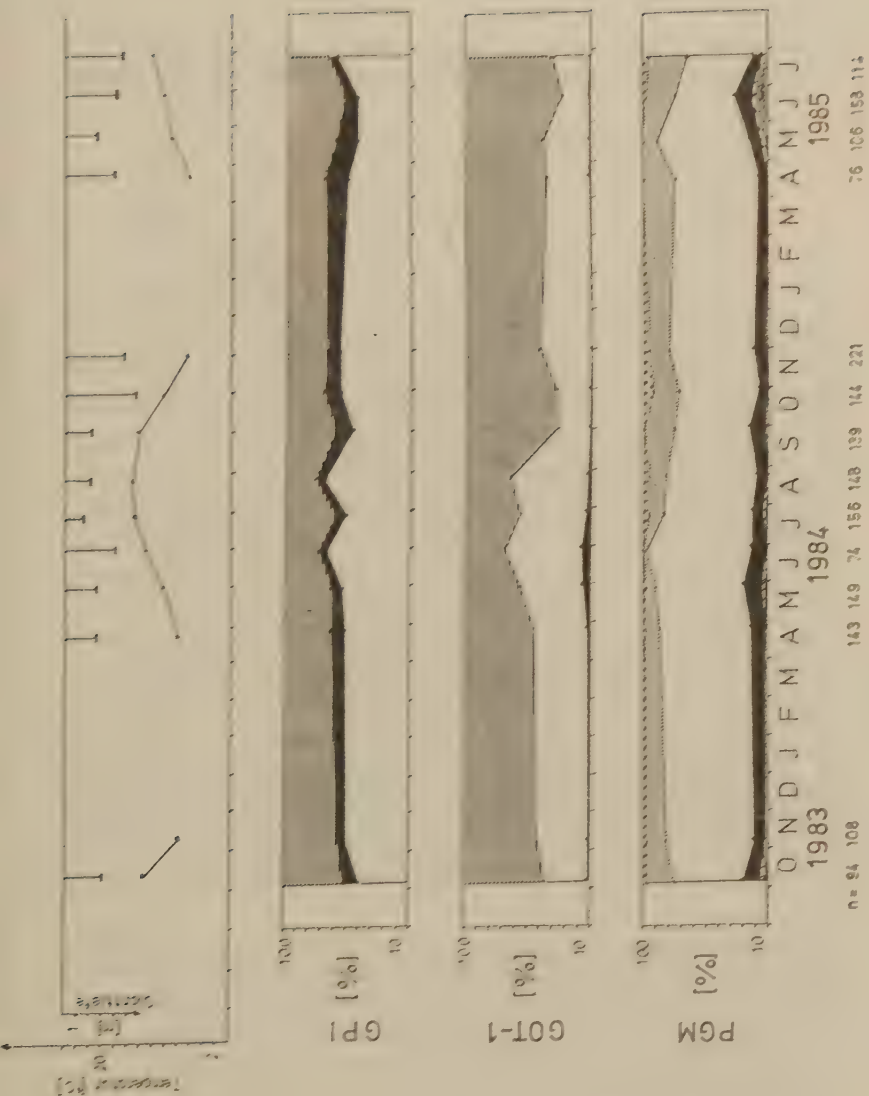


Abb. 3.2.5 Zeitliches Muster der Genotypfrequenzen an den drei polymorphen Enzymloci GPI, GOT-1, PGM bei *D. hyalina* im Seeleitensee (Stelle 2) in Zusammenhang mit Sichttiefe und Temperatur. Die jeweiligen Stichprobengrößen (n) sind für jeden Termin eingetragen. Genotypen s. Legende Abb. 3.2.1.

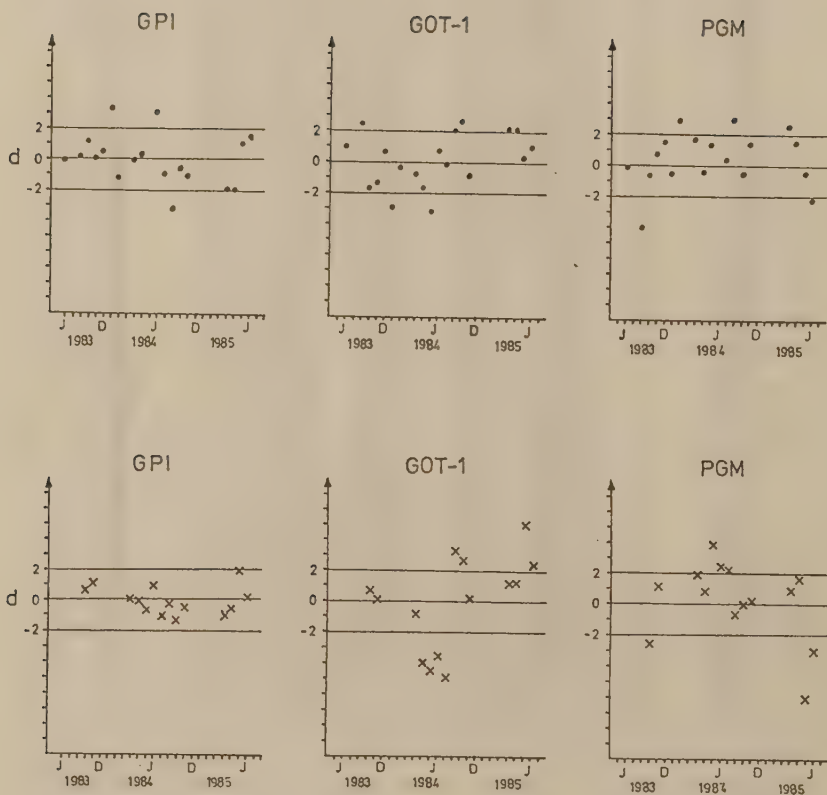


Abb. 3.2.6 Abweichung der standardisierten Genfrequenz (d) des häufigsten Allels vom Mittelwert Null, an drei Enzymloci GPI, GOT-1, PGM, bei Subpopulationen von *D. hyalina* im Seeleitensee im Verlauf von zwei Jahren. •: Stelle 1; ×: Stelle 2 (signifikante Abweichung für $|d| > 2$).

Tab. 3.2.2 Signifikante Genotypfrequenzverschiebungen (χ^2 -Test) bei *D. hyalina* im Seeleitensee an aufeinanderfolgenden Terminen an Probestelle 1. +: $p < 0.05$; -: nicht signifikant; Bezeichnungen wie in Tab. 3.2.1

Set	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Z	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Y	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-
X	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-
PGM	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	-
GOT-1	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
GPI	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
Monate	7 9	9 10	10 11	11 12	12 1	1 2	2 4	4 6	6 8	7 9	8 10	9 11	10 12	11 1	12 2	1 3
	1983					1984					1985					

Sie sind jedoch wegen der geringen Anzahl der Freiheitsgrade ($df = 2$) nicht signifikant. Signifikante Abweichungen der standardisierten Genfrequenz des jeweils häufigsten Allels vom Mittelwert 0 waren an allen drei Loci so häufig (insgesamt 30% aller Fälle), daß sie nicht zufällig sind. Die Darstellung der standardisierten Genfrequenzen der häufigsten Allele (Abb. 3.2.6) zeigt, zumindest an Probestelle 1, an allen drei Loci keinen signifikanten kurzfristigen Trend. Während auch der GPI-Locus an Probestelle 2 keinen Trend erkennen läßt (Abb. 3.2.6), findet man am GOT-1-Locus eine positive Korrelation der Frequenz des Allels 'F' mit der Zeit, zwischen den Terminen 5/84 und 7/85 ($r = 0.81$, $df = 8$, $p < 0.01$). Auch am PGM-Locus ist ein längerfristiger Trend erkennbar, nämlich zwischen den Terminen 6/84 und 7/85 (Abb. 3.2.6). In diesem Zeitraum nimmt die Frequenz des Allels M_1 ab ($r = -0.71$, $df = 8$, $p < 0.05$).

Die Allelfrequenzen der jeweils häufigsten Allele pro Locus sind im Seeleitensee zwischen den beiden untersuchten Stellen nur an zwei Loci korreliert, nämlich am GPI-Locus ($r = 0.71$, $df = 12$, $p < 0.01$) und GOT-1-Locus ($r = 0.63$, $df = 12$, $p < 0.02$). Am PGM-Locus ist die Korrelation zwar auch positiv, aber nicht signifikant ($r = 0.41$, $df = 12$, $p > 0.1$).

HARTSEE

Der seitliche Verlauf der Genotypfrequenzen ist für die beiden polymorphen Loci GOT-1 und PGM zusammen mit den gemessenen Umweltparametern (Secchi-Sichttiefe, Temperatur) und der jeweiligen Stichprobengröße für beide Probestellen im See, die etwa vierwöchentlich untersucht wurden, in Abb. 3.2.7 und Abb. 3.2.8 dargestellt. Die Probestellen lagen ca. 1250 m auseinander. Die Genotypstrukturen waren an beiden Loci, in Übereinstimmung mit den bereits beschriebenen F_{ST} -Werten, über den gesamten Untersuchungszeitraum sehr homogen. Ein Zusammenhang zwischen der Häufigkeit bestimmter Genotypen und den Umweltfaktoren wurde auch in diesem See nicht deutlich.

Auch im Hartsee fand ich an beiden Probestellen nicht selten Unterschiede in der Geno-

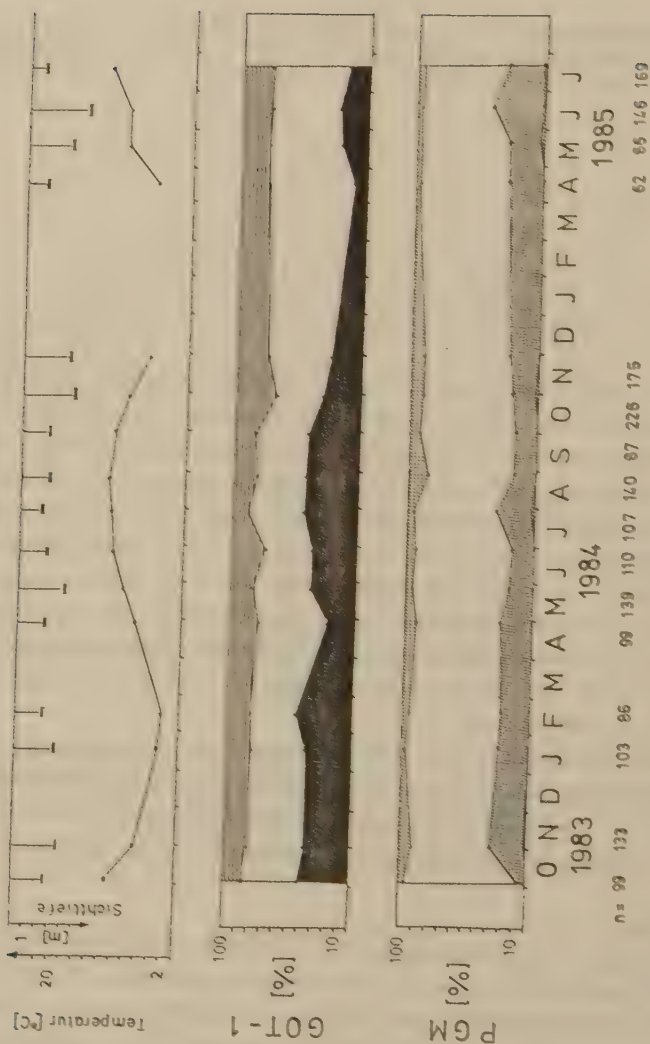


Abb. 3.2.7 Zeitliches Muster der Genotypfrequenzen an den zwei polymorphen Enzymloci GOT-1, PGM bei *D. hyalina* im Hartsee (Stelle 1) in Zusammenhang mit Sichttiefe und Temperatur. Die jeweiligen Stichprobengrößen (n) sind für jeden Termin eingetragen. Genotypen s. Legende Abb. 3.2.1.

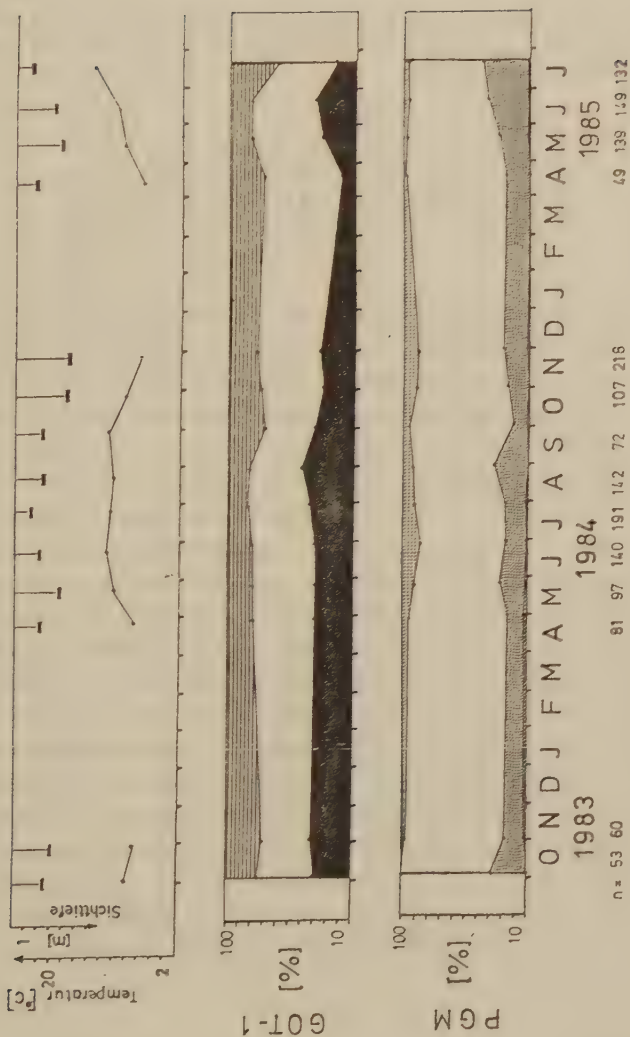


Abb. 3.2.8 Zeitliches Muster der Genotypfrequenzen an den zwei polymorphen Enzymloci GOT-1, PGM bei *D. hyalina* im Hartsee (Stelle 2) in Zusammenhang mit Sichttiefe und Temperatur. Die jeweiligen Stichprobengrößen (n) sind für jeden Termin eingetragen. Genotypen s. Legende Abb. 3.2.1.

Tab. 3.2.3 Signifikante Genotypfrequenzverschiebungen (χ^2 -Test) bei *D. hyalina* im Hartsee an aufeinanderfolgenden Terminen an Probestelle 1. +: $p < 0.05$; -: nicht signifikant; Bezeichnungen wie in Tab. 3.2.1

	Z														
PGM	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	+
GOT-1	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	+
	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-	-
Monate	10 11	11 1	1 2	2 4	4 5	5 6	6 7	7 8	8 9	9 10	10 11	11 4	4 5	5 6	6 7
	1983					1984					1985				

typstruktur an direkt aufeinanderfolgenden Probeentnahmetermen, s.B. am GOT-1-Locus zwischen 6/84 und 7/84 an Stelle 1 (Tab. 3.2.3).

Kursfristige Trends in der genotypischen Zusammensetzung seitlich verschiedener Populationsstichproben sind über einige Monate zwar visuell zu vermuten, wie zwischen 10/84 und 4/85 am GOT-1-Locus (Stelle 1), erweisen sich jedoch aufgrund der geringen Anzahl von Freiheitsgraden als statistisch nicht signifikant.

Die Berechnung der standardisierten Genfrequenzen des häufigsten Allels, zeigt für jeden der beiden Loci, daß sie bei den seitlich aufeinanderfolgenden Populationsstichproben häufiger (insgesamt in 26% der Fälle) als zufällig vom Mittelwert 0 abweichen. Bei dieser Darstellung (Abb. 3.2.9) erkennt man, daß auch im Hartsee kursfristige Genfrequenzverschiebungen stattfinden. Am PGM-Locus findet man an beiden Probestellen signifikante Trends: s.B. nimmt die Frequenz des Allels 'M₁' im Zeitraum von 6/84 bis 10/84 an Stelle 1 zu ($r = 0.95$, $df = 3$, $p < 0.02$), im Zeitraum von 11/84 bis 7/85 dagegen ab ($r = -0.99$, $df = 3$, $p < 0.01$). Auch an der Probestelle 2 nimmt die Frequenz des M₁-Allels im fast gleichen Zeitraum von 9/84 bis 7/85 ab ($r = -0.77$, $df = 5$, $p < 0.01$). Am GOT-1-Locus findet man zumindest an der Probestelle 1 signifikante Trends. Ein langfristiger Trend besteht in der Zunahme des 'F'-Allels über den gesamten Untersuchungszeitraum ($r = 0.67$, $df = 14$, $p < 0.01$), wobei dieser in der Phase von 7/84 bis 7/85 besonders stark ausgeprägt ist ($r = 0.85$, $df = 7$, $p < 0.01$). Die Frequenzen der jeweils häufigsten Allele (pro Locus) sind an den beiden Probestellen im Hartsee korreliert (GOT-1: $r = 0.57$, $df = 12$, $p < 0.05$; PGM: $r = 0.46$, $df = 12$, $p < 0.05$).

Seenvergleich

Vergleicht man das zeitliche Muster in allen drei Seen, so wurde in keinem Fall ein Zusammenhang zwischen Genotypfrequenzen bzw. der relativen Häufigkeiten bestimmter Klongruppen und den gemessenen Umweltparametern (Sichttiefe, Temperatur) deutlich. Auf die grafische Darstellung von Korrelationen zwischen diesen Parametern und den verschieden

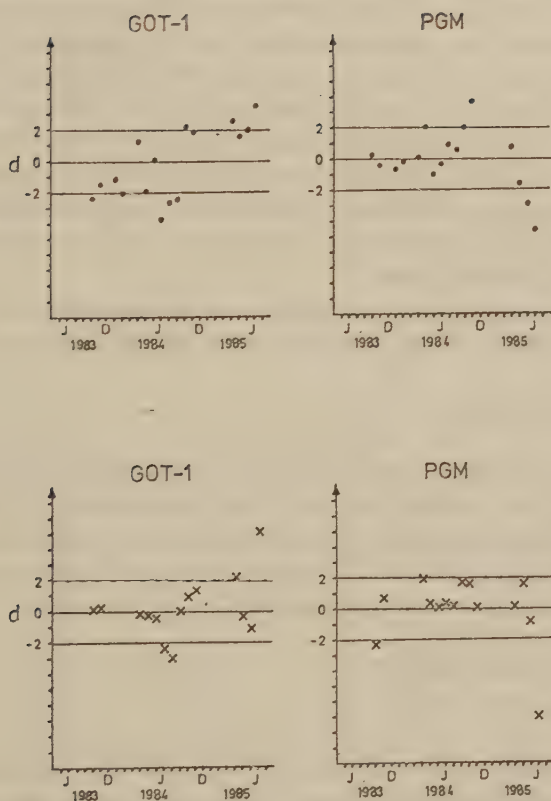


Abb. 3.2.9 Abweichung der standardisierten Genfrequenz (d) des häufigsten Allels vom Mittelwert Null, an zwei Enzymloci GOT-1, PGM, bei Subpopulationen von *D. hyalina* im Hartsee im Verlauf von $1 \frac{1}{2}$ Jahren. •: Stelle 1; x: Stelle 2 (signifikante Abweichung für $|d| > 2$).

genau charakterisierten Klongruppen (1 bis 3 Locuskombinationen) wurde deshalb versichert.

Alle drei Seen wirken jeweils an beiden Probestellen über den gesamten Untersuchungszeitraum zunächst genetisch sehr homogen. Die Berechnung der F_{ST} -Werte zeigte jedoch, daß die Population im Brunnsee zeitlich heterogener als die in den beiden anderen Seen ist, die in etwa ähnliche F_{ST} -Werte besaßen. Die Anzahl der abrupten Änderungen erscheint in allen drei Seen dagegen in etwa gleich. Kurzfristige Trends bei Genotypfrequenzverschiebungen waren zwar in allen drei Seen zu beobachten, waren jedoch aufgrund der geringen Anzahl an Freiheitsgraden nur im Brunnsee signifikant. Anhand von Genfrequenzverschiebungen konnten jedoch in allen Seen auch kurzfristige signifikante Trends gefunden werden. Trends über ein halbes oder auch ein ganzes Jahr wurden sowohl im Hartsee als auch im Seeleitensee erkennbar. Am auffälligsten war der langfristige Trend im Brunnsee, der den gesamten Untersuchungszeitraum von zwei Jahren überstreicht. In keinem der anderen Seen wurden ähnlich stark ausgeprägte klonale Veränderungen deutlich wie im Brunnsee, der genetisch am heterogensten erscheint.

Die Allelfrequenzen waren zwischen den jeweils zwei untersuchten Stellen pro See zwar meistens signifikant positiv korreliert, jedoch waren die r -Werte z.T. relativ niedrig.

3.2.4 Räumliche Muster

Als nächste Frage ergab sich: Wie homogen ist die genetische Struktur innerhalb eines Sees verglichen mit der zwischen Seen? Wie sieht dies über einen längeren Zeitraum aus? Abschließend sollte geprüft werden, ob Indizien für Austauschprozesse zwischen Seen deutlich werden, oder anders formuliert, wie groß die genetische Distanz zwischen geographisch unterschiedlich nah benachbarter Populationen ist.

3.2.4.1 Muster innerhalb eines Sees

BRUNNSEE

Im Brunnsee wurden sumeist zwei Stellen untersucht, die ca. 200 m auseinanderlagen (Abb. 2.1). Die zeitlichen Analysen zeigten bereits, daß hohe Korrelationen zwischen den Allelfrequenzen an beiden Probestellen bestanden. Diese Beziehung soll für das häufigste Allel 'F' am GOT-1-Locus grafisch dargestellt werden (Abb. 3.2.10). An beiden Stellen schwankte die Frequenz des F-Allels etwa gleich stark und zwar in einem Wertebereich von 0.5 bis 0.9. Dabei waren die Frequenzen an beiden Probestellen hoch korreliert ($r = 0.94$, $df = 12$, $p < 0.001$). Das bedeutet, daß die Genfrequenzverschiebungen an beiden Probestellen parallel abliefen. Dies gilt genauso für die zeitliche Veränderung am PGM-Locus ($r = 0.85$, $df = 12$, $p < 0.001$). Am GPI-Locus ist die Korrelation jedoch etwas schwächer ($r = 0.78$,

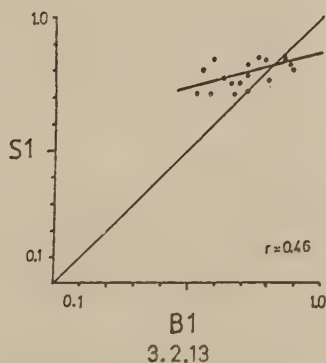
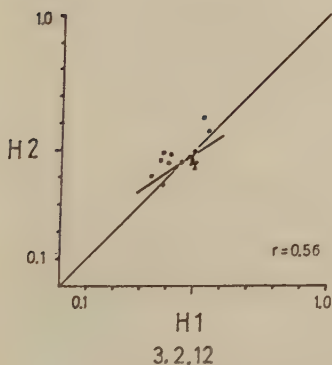
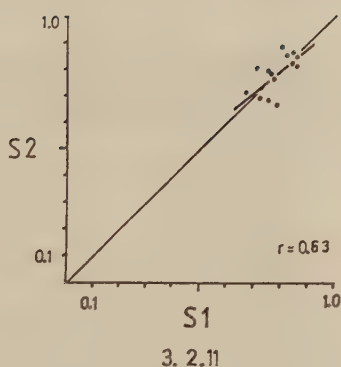
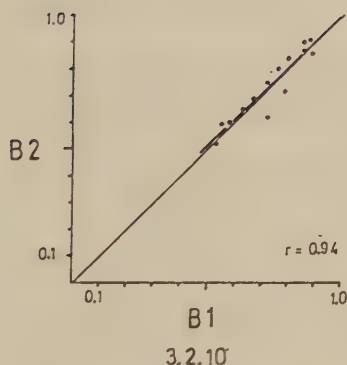


Abb. 3.2.10–3.2.13 Korrelation der Allelfrequenzen am GOT-1-Locus zwischen zeitgleichen Populationsstichproben von *D. hyalina* an zwei Stellen. 3.2.10: im Brunnsee über zwei Jahre (Distanz der Stellen B1, B2 etwa 200 m); 3.2.11: im Seeleitensee über zwei Jahre (Distanz der Stellen S1, S2 etwa 300 m); 3.2.12: im Hartsee über 1½ Jahre (Distanz der Stellen H1, H2 etwa 1250 m); 3.2.13: im Brunnsee (B1) bzw. Seeleitensee (S1) über zwei Jahre (Distanz der Stellen B1, S1 etwa 1000 m).

df = 12, $p < 0.001$). Trotz der Parallität des Trends, ergaben sich jedoch zu manchen Zeitpunkten signifikante Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung an den beiden Stellen (Tab. 3.2.4):

Tab. 3.2.4 Lokale Unterschiede in den Klonfrequenzen bei *D. hyalina* im Brunnsee zwischen zwei Probestellen (χ^2 -Test). +: $p < 0.05$; - : nicht signifikant; fehlende Werte: Termine an denen maximal eine Stelle untersucht wurde. Kloncharakterisierung mit ein bis drei Loci wie in Tab. 3.2.1.

[illegible]

Ich fand signifikante Unterschiede bezüglich der Charakterisierung von Klongruppen mit ein bis drei Loci, vor allem in den Sommermonaten (s.B. Juni/84, Juli/84) und nur gelegentlich im Herbst (s.B. Oktober/83, November/84), wobei die Unterschiede im Herbst erst mit einer Kombination von mehreren Loci deutlich wurden (Tab. 3.2.4). Dies gilt für Unterschiede bezüglich der Charakterisierung von Klongruppen mit ein bis drei Loci. Die Populationsstruktur im See war also, wie bereits das seitliche Muster erkennen ließ, trotz der in Abb. 3.2.10 geseigten Korrelation keineswegs immer räumlich homogen.

SEELEITENSEE

Die Probestellen im Seeleitensee waren etwa 300 m voneinander entfernt (Abb. 2.1). In diesem See waren die Allelfrequenzen an beiden Probestellen im See weniger deutlich korreliert als im Brunnsee. Diese Korrelation ist auch nur an zwei Loci, nämlich am GPI-Locus ($r = 0.71$, $df = 12$, $p < 0.01$) und GOT-1-Locus ($r = 0.63$, $df = 12$, $p < 0.02$) signifikant. Am PGM-Locus ist die Korrelation dagegen nicht signifikant ($r = 0.41$, $df = 12$, $p > 0.1$). Die Beziehung der Allelfrequenzen zwischen beiden Stellen ist für den GOT-1-Locus dargestellt (Abb. 3.2.11).

Die Frequenz des F-Allels schwankte an beiden Probestellen wesentlich weniger als im Brunnsee. Die Frequenzen des häufigsten Allels an jedem der drei untersuchten Loci waren weniger hoch in den beiden lokal verschiedenen Populationsstichproben miteinander korreliert als im Brunnsee. Im Einklang mit diesem Befund steht, daß im Seeleitensee Unterschiede in den Genotypstrukturen an den beiden Probestellen ausgeprägter als im Brunnsee waren. Auch in diesem See wurden diese Unterschiede meist im Frühsommer bzw. Sommer (Tab. 3.2.5) gefunden.

Tab. 3.2.5 Lokale Unterschiede in den Klonfrequenzen bei *D. hyalina* im Seeleitensee zwischen zwei Probestellen (χ^2 -Test). +: $p < 0.05$; -: nicht signifikant; fehlende Werte: Termine an denen maximal eine Stelle untersucht wurde. Kloncharakterisierung mit ein bis drei Loci, Bezeichnungen wie in Tab. 3.2.1

Set	-	-					-	+	+	+	+	-	+	-					-	+	+	-
Z	-	-					-	+	+	+	+	-	-	-					-	-	+	-
Y	-	-					-	+	+	+	+	-	-	-					-	-	+	-
X	-	-					-	-	-	-	+	-	-	-					-	+	+	-
PGM	-	-					-	+	+	+	+	-	-	-					-	+	+	-
GOT-1	-	-					-	+	+	-	+	-	-	-					-	-	+	-
GPI	-	-					-	-	-	-	+	-	-	-					-	-	+	-
Monat	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J
	1983						1984						1985									

Beispielsweise waren Stichproben der Population im Seeleitensee an den beiden Probestellen vom Mai/84 bis August/84 bsw. im Mai/85 und Juni/85 klonal verschieden zusammengesetzt. Nur in einem einzigen Fall, nämlich bei der Kloncharakterisierung durch drei Loci, wird auch im Herbst (Oktober/84) ein Unterschied zwischen beiden Stellen deutlich.

HARTSEE

Im Hartsee, dem größten der drei genauer untersuchten Seen, waren die beiden hauptsächlich untersuchten Probestellen ca. 1250 m voneinander entfernt. Eine dritte Probestelle, die jedoch nur sporadisch untersucht wurde, lag etwa in der Mitte zwischen den beiden anderen Stellen (Abb. 2.1). Im Hartsee waren die Allelfrequenzen an den beiden polymorphen Loci (GOT-1, PGM; am GPI-Locus war diese Population für ein Allel fixiert) an beiden Probestellen relativ niedrig (GOT-1: $r = 0.57$, $df = 12$, $p < 0.05$; PGM: $r = 0.46$, $df = 12$, $p < 0.05$). Dies ist auch zu erwarten, da die seitlichen Schwankungen der Allelfrequenzen sehr gering waren. Die Beziehung der Frequenzen des häufigsten Allels am GOT-1-Locus zwischen den beiden Probestellen ist über den gesamten Untersuchungszeitraum in Abb. 3.2.12 dargestellt.

Die Frequenzen überstreichen an Stelle 1 Werte zwischen 0.34 und 0.55, an Stelle 2 liegen die Werte im Bereich von 0.37 bis 0.62. Das heißt, die Genfrequenzen schwankten in beiden Seeteilen in etwa gleich stark. Wie in den anderen beiden Seen, wurden zwischen den einzelnen Probestellen im See vorwiegend im Sommer signifikante Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung der getesteten Population gefunden (Tab. 3.2.6):

Vor allem in den Monaten Juni/84, Juli/84, August/84 bsw. Juni/85 und Juli/85 konnten lokal signifikante Unterschiede nachgewiesen werden. Aber auch im Herbst 83 (Oktober/November) waren die Unterschiede in der lokalen Genotypstruktur signifikant. Auch die dritte Probestelle im Hartsee, die jedoch nur zweimal im Sommer und zu keiner anderen

Tab. 3.2.6 Lokale Unterschiede in den Klonfrequenzen bei *D. hyalina* im Hartsee zwischen zwei Probestellen (χ^2 -Test). - : nicht signifikant; +/○: $p < 0.05$ (+: Stelle 1/2; ○: Stelle 1/3); fehlende Werte: Termine an denen maximal eine Stelle untersucht wurde. Kloncharakterisierung mit ein bis drei Loci, Bezeichnungen wie in Tab. 3.2.1

Z	-	-				-	-	⊕	+	-	-	-		-	-	+	-
PGM	+	+				-	-	⊕	+	+	-	-	-		-	-	+
GOT-1	-	-				-	-	-	○	-	-	-	-		-	-	+
Monat	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	J
	1983							1984							1985		

Jahreszeit untersucht wurde, unterschied sich zu dieser Zeit signifikant in der Genotypstruktur von einer der beiden übrigen Probestellen im See (Tab. 3.2.6). Auch im Hartsee war somit die Population genetisch lokal differenziert.

Seenvergleich

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich in allen drei Seen kleinräumige Unterschiede in der Populationsstruktur vorwiegend in den Frühsommer- und Sommermonaten nachweisen ließen. Am deutlichsten waren die lokalen Unterschiede im Seeleitensee, am wenigsten auffallend dagegen im Brunnsee. Eine mögliche Erklärung dazu könnte sein, daß der Seeleitensee auch räumlich am strukturiertesten ist. Die beiden Probestellen lagen in unterschiedlichen Buchten des Sees (Abb. 2.1). Das Seebecken des Brunnsees ist dagegen wenig strukturiert. Der Hartsee ist durch seine Größe stark windexponiert. Diese Tatsache könnte erklären, daß die lokal sehr weit auseinanderliegenden Stellen stärker durchmischt werden, als geographisch wesentlich näher benachbarte Stellen, wenn sie in verschiedenen Seebuchten liegen.

In allen drei Seen könnten räumlich verschiedene Genotypstrukturen innerhalb einer Population auf lokalen Selektionsunterschieden im Sommer beruhen. Auch wenn keine Aussagen über die Situation im Winter gemacht werden können, da in diesem Zeitraum meist nur maximal eine Stelle im See untersucht wurde, legen die Herbst und Frühjahrsdaten, wie auch die Werte, die im Winter an zwei Stellen im Brunnsee gefunden wurden nahe, daß die sturmreichen Jahreszeiten ausreichen, die zeitlich begrenzte räumliche Trennung wieder zu eliminieren und die Unterpopulationen zu durchmischen.

3.2.4.2 Beziehung zwischen nah benachbarten Seen

Bereits in der Beschreibung der Verwandtschaftsbeziehungen verschiedener Populationen von *D. hyalina* (s. Pkt. 3.1.2.6) wurde die Sonderstellung des Seeleitensees deutlich. Der

Seeleitensee ist mit einem Bachlauf direkt mit dem Brunnsee verbunden (Abb. 2.1). Die Fließrichtung ist von Brunn- zum Seeleitensee. Um die lokalen Unterschiede zwischen den nah benachbarten Populationen genauer zu untersuchen, wurde die genotypische Zusammensetzung der Populationsstichproben jeweils an den Probestellen 1 in beiden Seen über den Zeitraum von zwei Jahren verglichen. Die Probestellen lagen nur ca. 1000 m auseinander (Abb. 2.1). Vergleicht man die klonale Zusammensetzung der Populationen im Seeleitensee mit denen im direkt benachbarten Brunnsee, so waren zu jedem untersuchten Zeitpunkt die Unterschiede signifikant. Trotz der engen geographischen Nachbarschaft waren weder am GPI- ($r = -0.01$, $df = 17$, $p > 0.1$) noch am PGM-Locus ($r = 0.008$, $df = 17$, $p > 0.1$) die Allelfrequenzen des häufigsten Allels in den Populationen aus den beiden Seen miteinander korreliert. Nur am GOT-1-Locus fand ich eine Korrelation zwischen den Allelfrequenzen ($r = 0.53$, $df = 17$, $p < 0.02$; Abb. 3.2.13).

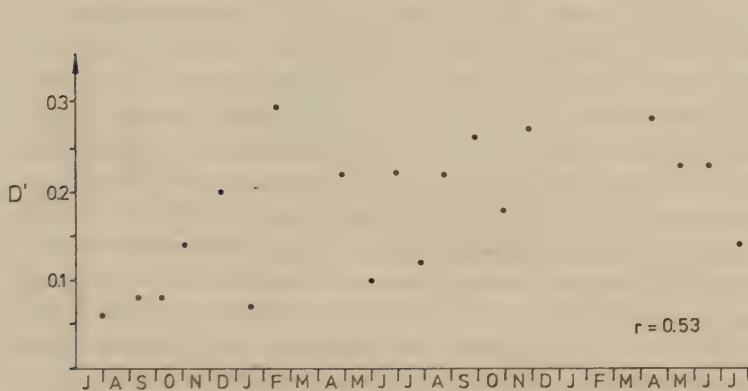


Abb. 3.2.14 Genetischer Abstand zwischen zeitgleichen Populationsstichproben von *D. hyalina* aus dem Brunn- und Seeleitensee im Verlauf von zwei Jahren. Die beiden Stellen (jeweils Probestelle 1) lagen ca. 1000 m auseinander. D': genetischer Abstand mit Genotypfrequenzen.

In dem Maße, wie sich die klonale Zusammensetzung im Brunnsee trendhaft änderte, nahm die genetische Distanz zwischen zeitgleichen Populationen aus den beiden Seen mit der Zeit zu ($r = 0.58$, $p \leq 0.01$, $df = 17$; Abb. 3.2.14). Dies zeigt, daß der Trend im Brunnsee unabhängig vom Seeleitensee ablief.

Die Populationsstrukturen von *D. hyalina* in Brunn- und Seeleitensee waren also, trotz der engen Nachbarschaft, sehr verschieden. Lokal stark verschiedene Selektionskräfte, die

potentielle Austauschprozesse zwischen den Seen überlagerten, könnten diese Unterschiede erklären.

3.2.4.3 Großräumige Muster

Aus dem Vorangegangenen stellte sich die Frage, ob sich zwischen anderen Seen im Untersuchungsgebiet Indizien für Austauschprozesse zwischen lokal verschiedenen Populationen finden lassen. Deshalb wurden zu einem Zeitpunkt (innerhalb von drei Tagen) im Mai 1985, neben Populationsstichproben von *D. hyalina* aus Brunn-, Seeleiten- und Hartsee auch weitere aus den Seen Klostersee, Pelhamer See und Langenbürgner See entnommen. Im Brunn-, Seeleiten-, Hart- und Langenbürgner See wurden je zwei Stellen im See untersucht.

Die klonale Zusammensetzung der zehn verschiedenen Populationsstichproben von *D. hyalina*, die zu diesem Zeitpunkt gesammelt wurden, ist aus Abb. 3.2.15 zu entnehmen. Bis auf die Ausnahme des Seeleitensees wird deutlich, daß sich an jedem der drei untersuchten Loci jeweils die Populationen aus dem gleichen Seengebiet am ähnlichsten sind: Am GPI-Locus sind die Populationen aus dem Eggstätter Seengebiet (Hartsee, Pelhamer See, Langenbürgner See) für das 'F'-Allel fixiert, während die Populationen aus dem Seeoner Gebiet polymorph für zwei Allele sind. Am GOT-1-Locus ist der Hauptunterschied zwischen den Populationen aus beiden Seengebieten, daß der Genotyp 'FF' im Gebiet um Seon wesentlich häufiger ist als im Gebiet um Eggstätt. Dafür ist dort der Genotyp 'MM' entsprechend häufiger. Am PGM-Locus sind die großräumigen Unterschiede aufgrund verschiedener Allelspektren am deutlichsten. Genotypen mit dem Allel M_2 wurden (wie bereits besprochen) außer im Obinger See nur im Gebiet um Eggstätt gefunden. Genotypen mit den Allelen S_1 oder S_2 kamen dagegen nur im Seeoner Gebiet vor. Innerhalb der Seeoner Seen unterscheidet sich nur der Seeleitensee relativ stark von den direkt benachbarten Seen bzgl. des GPI- und PGM-Locus.

Um ein Maß für Austauschprozesse zwischen Seen zu erhalten, wurden die genetischen Abstände (mit Allelfrequenzen und Genotypfrequenzen, Tab. 3.2.7) über die drei Loci GPI, GOT-1, PGM berechnet.

Im Falle von Genfluß zwischen Populationen aus den verschiedenen Seen, sollte man eine Korrelation zwischen der genetischen Distanz und der geographischen Distanz erhalten. Die Korrelation wurde mit den genetischen Distanzen, die mit Genotypfrequenzen geschätzt worden waren, berechnet. In Abb. 3.2.16 ist die Beziehung zwischen beiden Distanzen dargestellt.

Der Zusammenhang zwischen geographischer und genetischer Distanz ist hochsignifikant. Bezieht man in die Berechnung der Korrelation jeweils (willkürlich, in diesem Fall Nr. 1) eine Probestelle pro See ein, so erhält man Werte von a) mit Seeleitensee: $r = 0.841$, $df = 13$, $p < 0.001$, und b) ohne Seeleitensee: $r = 0.960$, $df = 8$, $p < 0.001$. Dies legt nahe, daß

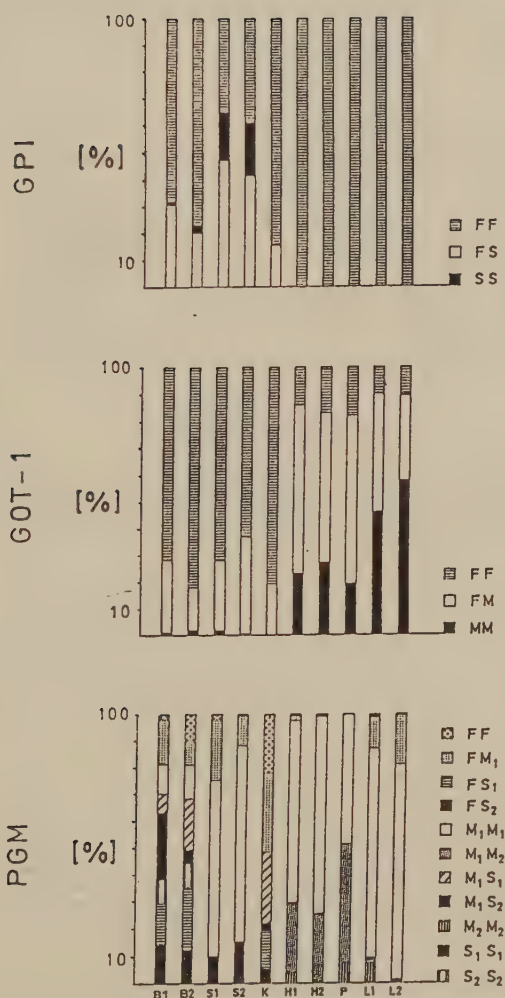


Abb. 3.2.15 Genotypfrequenzen an den drei Enzymloci: GPI, GOT-1, PGM bei Populationen von *D. hyalina* aus sechs verschiedenen Seen im Untersuchungsgebiet, teilweise an zwei Stellen (1, 2) im See. Die Seen sind in Richtung NO-SW angeordnet, vgl. Abb. 2.1. B: Brunensee, H: Hartsee, L: Langenbürgner See, P: Pelhamer See, K: Klostersee, S: Seeleitensee.

Tab. 3.2.7 Genetische Abstände zwischen verschiedenen *D. hyalina*-Populationen aus verschiedenen Seen im Untersuchungsgebiet im Mai 1985. Berechnet mit Genotypfrequenzen (unter der Diagonalen) bzw. mit Allelfrequenzen (über der Diagonalen) über drei Loci, B: Brunnsee, S: Seeleitensee, K: Klostersee, H: Hartsee, P: Pelhamer See L: Langenbürgner See, an Probestelle 1 bzw. 2.

	B1	B2	S1	S2	K	H1	H2	P	L1	L2
B1		0.01	0.12	0.13	0.03	0.19	0.22	0.18	0.28	0.31
B2	0.04		0.15	0.16	0.01	0.22	0.26	0.20	0.32	0.35
S1	0.22	0.27		0.00	0.15	0.16	0.18	0.18	0.24	0.26
S2	0.24	0.29	0.01		0.17	0.14	0.15	0.16	0.21	0.23
K	0.06	0.03	0.27	0.31		0.21	0.24	0.19	0.29	0.33
H1	0.41	0.41	0.41	0.31	0.37		0.00	0.01	0.02	0.03
H2	0.45	0.45	0.43	0.32	0.41	0.00		0.01	0.01	0.02
P	0.39	0.39	0.50	0.39	0.35	0.02	0.03		0.04	0.06
L1	0.51	0.51	0.46	0.35	0.44	0.04	0.03	0.11		0.00
L2	0.54	0.52	0.47	0.38	0.45	0.08	0.06	0.15	0.01	

Austauschprozesse zwischen den Populationen eine Rolle spielen, da es keinerlei Anhaltspunkte dafür gibt, daß geographisch determinierte Selektionsgradienten existieren. Nur der Seeleitensee paßt nicht ganz in das Schema (Abb. 3.2.16), obwohl die Korrelation inklusive Seeleitensee ebenfalls hochsignifikant ist.

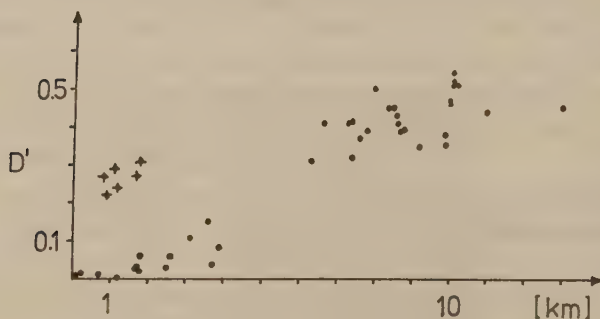


Abb. 3.2.16 Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz basierend auf 10 Populationsstichproben von *D. hyalina*. D': genetische Distanz mit Genotypfrequenzen. Kombinationen Seeleitensee (Stelle 1 und 2) mit Brunnsee (Stelle 1 und 2) bzw. Klostersee sind mit + markiert; $r = 0.841$, r (ohne Seeleitensee) = 0.960.

Auch die F_{ST} -Werte, die auch als Maß für den Genfluß zwischen Subpopulationen verstanden werden können — sie sind indirekt proportional zum Genfluß — waren an allen

drei Loci relativ niedrig. Bezieht man in die Berechnung dieser Werte jeweils eine Probe-
stelle pro See ein (jeweils Nr. 1, da am häufigsten untersucht), so erhält man für die sechs
Populationen einen Gesamtschätzwert (über alle drei Loci) von $F_{ST} = 0.233$ ($s = 0.04$, Stan-
dardfehler), der in etwa dem an den drei Loci einzeln entspricht (GPI: $F_{ST} = 0.258$, $s =$
 0.158 ; GOT-1: $F_{ST} = 0.250$, $s = 0.096$; PGM: $F_{ST} = 0.211$, $s = 0.041$). Das bedeutet, daß
sich die Populationen aus den sechs verschiedenen Seen, die zu einem Zeitpunkt verglichen
wurden, genetisch relativ ähnlich waren. Die Werte stimmen mit den Literaturangaben für
pelagische Daphnienarten überein, die räumlich wesentlich weniger genetisch differenziert
scheinen, als von litoralen Arten berichtet wird (Hebert & Moran 1980; Mort & Wolf 1986;
Wolf 1987b).

Generell scheinen also Austauschprozesse zwischen lokal verschiedenen Populationen
dazu zu führen, daß sich benachbarte Populationen am ähnlichsten sind. Die Ausnahme-
stellung des Seeleitensees spricht jedoch dafür, daß es auch Fälle gibt, in denen Genfluß
möglicherweise von lokalen Selektionseffekten überdeckt wird.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei *D. hyalina* wurde in den drei Seen Brunnsee,
Hartsee und Seeleitensee jeweils eine hohe Anzahl koexistierender Klongruppen gefunden,
die durch die Allelbesetzung an drei Enzymloci (GPI, GOT-1, PGM) determiniert wurden.
Im Brunnsee war die Anzahl der Klongruppen am größten (60), gefolgt vom Seeleitensee
(49) und im Hartsee am kleinsten (13). Es zeigte sich, daß die zeitliche genetische Variation
innerhalb der einzelnen Seen unterschiedlich war. Auf den ersten Blick wirkten die Popu-
lationsstrukturen in allen drei Seen genetisch sehr homogen. Dennoch fanden signifikante
zeitliche Veränderungen statt. Zeitlich am variabelsten erwiesen sich der GOT-1- und PGM-
Locus. Abrupte Änderungen (von Monat zu Monat) in der genetischen Zusammensetzung
lokaler Populationen, bezüglich jedem der drei Loci, konnten in allen drei Seen beobachtet
werden. Kurzfristige Trends bei Genfrequenzverschiebungen, die über einige Monate bis zu
einem halben Jahr dauerten, wurden im Brunnsee (am GPI-Locus) und auch im Hartsee (am
GOT-1-Locus) erkennbar. Längerfristige Trends, die ca. ein ganzes Jahr anhielten, wurden
im Seeleitensee (am GOT-1- und PGM-Locus) und im Hartsee (am GOT-1- und PGM-
Locus) gefunden. In keinem der drei Seen war jedoch ein langfristiger Trend so deutlich wie
im Brunnsee, in dem über den gesamten Untersuchungszeitraum von zwei Jahren, sowohl am
GOT-1- als auch PGM-Locus, eine starke Verschiebung der Genfrequenzen zu beobachten
war. Dabei blieb die klonale Zusammensetzung nahezu konstant, d.h. es kamen die gleichen
Klone in unterschiedlichen Frequenzen vor. Gen- bzw. Genotypfrequenzverschiebungen wa-
ren in keinem Fall mit den gemessenen Umweltfaktoren (Sichttiefe, Temperatur) korreliert.
Es wurde auch keine Jahresrhythmik in den Genotypfrequenzen gefunden. Es scheint viel-
mehr, daß kurz- und langfristige Trends völlig unabhängig von den Jahreszeiten sind. Um-

weltgegebenheiten, die für die Trends verantwortlich wären sind unbekannt. Auffallend ist noch, daß es in allen drei Seen Phasen gab, in denen das F-Allel am GOT-1-Locus zunahm. Dies jedoch als Indiz für überregionale Selektion zu werten, würde zu weit führen, zumal keine zeitliche Synchronität vorhanden war. Die Genfrequenzen an verschiedenen Stellen innerhalb eines Sees waren fast stets korreliert. Das bedeutet, daß sich lokal verschiedene Populationen zeitlich parallel entwickelten. Dennoch bestanden signifikante Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung bei verschiedenen Populationen innerhalb eines Sees, die auf ortsspezifische Selektion zurückgeführt werden müssen. Auffallend war, daß in allen drei Seen lokale Unterschiede besonders in den Frühsommer- bzw. Sommermonaten nachweisbar waren. Die Gründe hierfür sind nicht bekannt. Zwischen den nah benachbarten Populationen aus Brunn- und Seeleitensee wurden erstaunlich große Unterschiede in der genotypischen Zusammensetzung gefunden, die entsprechend der längerfristigen genetischen Verschiebung im Brunnsee im Laufe der Zeit verstärkt wurden. Prinzipiell wurde jedoch ein außerordentlich deutlicher Zusammenhang zwischen der genetischen und geographischen Distanz gefunden, der zusammen mit den relativ niedrigen F_{ST} -Werten ein Indiz für Austauschprozesse zwischen den Seen ist.

3.2.5 Diskussion

Im Untersuchungsgebiet wurde bei verschiedenen Populationen von *D. hyalina* aus den drei Seen Brunnsee, Hartsee und Seeleitensee ähnlich wie bei *D. galeata* in Norddeutschland (Mort & Wolf 1985, 1986) eine große Anzahl koexistierender Klongruppen gefunden, die durch die Allelbesetzung an drei Enzymloci charakterisiert worden waren. Die klonale Zusammensetzung blieb bei *D. hyalina* im gesamten Untersuchungszeitraum mehr oder weniger konstant. Das zeitliche Muster wirkte über zwei Jahre relativ homogen. Dennoch wurden abrupte Veränderungen der Genotypfrequenzen, kurzfristige aber auch längerfristige Trends über mehrere Monate und in einem Fall ein Trend über zwei Jahre gefunden. Nie wurde ein Zusammenhang mit gemessenen Umweltfaktoren deutlich. Lokale Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung waren in allen drei Seen besonders während der Frühsommer- und Sommermonate zu beobachten. Lokale Unterschiede zwischen Populationen aus zwei direkt benachbarten und zudem verbundenen Seen deuten darauf, daß Selektionsprozesse gelegentlichen Austausch überdecken. Indizien für Austauschprozesse zwischen Seen wurden deutlich, indem eine hohe Korrelation zwischen genetischer und geographischer Distanz gefunden wurde.

Wie in vergleichbaren Untersuchungen (Hebert 1974c; Young 1979a; Korpelainen 1986c; Carvalho & Crisp 1987) war im Zeitraum von $1\frac{1}{2}$ bis zwei Jahren kein Jahresrhythmus in den Genotyphäufigkeiten zu erkennen. Ebensovienig war ein Zusammenhang zwischen einem der gemessenen Umweltfaktoren, Sichttiefe (als grober Indikator für das Nahrungsangebot)

und Temperatur, und den relativen Häufigkeiten bestimmter Klongruppen zu erkennen. Möglicherweise ist allerdings eine Korrelation zwischen Sichttiefe und Nahrungsangebot in den Seen im Untersuchungsgebiet zu gering (beispielsweise ist der Hartsee bereits durch Huminsäuren gefärbt), als daß ein Zusammenhang zwischen der Menge an Nahrung und der Häufigkeit bestimmter Klongruppen deutlich werden könnte. Es ist genauso denkbar, daß eher die Nahrungsqualität, über die jedoch überhaupt keine Aussage gemacht werden kann, als die Quantität als Selektionsfaktor wirkt. Trotzdem ist anzunehmen, daß kurzfristige Fitnessveränderungen bei einzelnen Klonen die Ursache für abrupte Änderungen und kurzfristige signifikante Frequenzverschiebungen bestimmter Klongruppen sind, wie sie in allen drei Seen beobachtet wurden; denn die Populationsgrößen sind generell zu groß, als daß Drift wirksam werden könnte.

Von einer anderen pelagischen Daphnienart, *D. cucullata*, sind schwache längerfristige Trends (über ca. ein Jahr) in der Verschiebung von Genotypfrequenzen bekannt (Mort & Wolf 1985; Wolf 1985), ähnlich wie sie für *D. hyalina* in den beiden Seen Seeleiten- und Hartsee beobachtet wurden. Bei litoralen Daphnienarten (mit zyklischer oder obligater Parthenogenese), wie *D. magna* bzw. *D. pulex* wurden s.T. sogar wesentlich stärkere Frequenzverschiebungen gefunden, allerdings bei niedrigerer klonaler Diversität (Hebert 1974c; Young 1979a, b; Hebert & Crease 1983).

Langfristige Trends, wie sie im Brunnsee vorgefunden wurden, deuten auf langandauernde gleichgerichtete Selektionseinflüsse, die saisonal nicht gebunden sind. Es ist bekannt, daß sich biologische, physikalische und chemische Faktoren in einem See, sowohl saisonal, als auch zwischen Jahren, unterscheiden können (Hutchinson 1976). Im Brunnsee könnte eine im Untersuchungszeitraum beobachtete Senkung des Oberflächenspiegels, um nahezu einen Meter, Veränderungen im See ausgelöst haben, die zu dem beobachteten Effekt führten. Ungewöhnlich war beispielsweise, daß ein dunkel pigmentierter Ciliat (*Bursaria* spec.; Bick, pers. Mitt.), der zuvor nie in diesem See gefunden worden war, in relativ hohen Dichten (Maximum in 2 m Tiefe: ca. 1.6×10^3 Tiere pro l; Daten von August 1987; Höffgen pers. Mitt.) ab dem Frühjahr 1984 auftrat und zu, für den Brunnsee untypisch, geringen Sichttiefen führte.

Trotz offensichtlich selektionsbedingter Veränderung der Klonhäufigkeiten gibt es in allen drei Seen kein Indiz dafür, daß Selektion schnell alle bis auf wenige, die am besten angepassten Klone, aus einem See eliminieren würde. Dies steht im Widerspruch zur Situation bei Teichpopulationen wo längerandauernde parthenogenetische Phasen meist genau zu diesem Effekt führten (Hebert & Crease 1983) und generell als Ergebnis klonaler Konkurrenz bei limitierten Ressourcen erwartet wird (Williams 1975). Koexistenz über längere Zeiträume ist also zwischen vielen verschiedenen Klonen offensichtlich durchaus möglich. Interpretationen für die Gründe sind zum derzeitigen Zeitpunkt allerdings spekulativ. Unterschiedliche

vertikale Einschichtung bestimmter Klone, wie sie bei *D. pulex* gefunden wurden (Weider 1984), könnten z.B. neben anderen genetisch determinierten Unterschieden, die Koexistenz verschiedener Genotypen ermöglichen.

Lokale Unterschiede innerhalb eines Sees können sowohl in der Populationsdichte (s.u.) als auch in anderen populationsbiologisch wichtigen Parametern (z.B. Nahrung, physikalische und chemische Faktoren) bestehen, so daß kurzzeitig getrennte Populationen verschiedenen Selektionseinflüssen ausgesetzt sein könnten und sich deshalb in verschiedene Richtungen entwickeln. Das Modell des „multiple niche polymorphism“ zeigt, daß die in vielen Populationen vorgefundene räumliche genetische Strukturierung sogar bei Zufallspaarung möglich ist, wenn nämlich Genotypen mit bestimmten Allelen oder Allelkombinationen lokale Fitness-Vorteile genießen. Dies könnte in Zusammenhang mit den lokalen Unterschieden stehen, die im Sommer in der klonalen Zusammensetzung verschiedener Populationen innerhalb eines Sees bestanden. Die unterschiedliche Strukturierung der Seebecken, könnte erklären, daß gerade im Seeleitensee, der mit zwei größeren Buchten am stärksten strukturiert ist, die am deutlichsten ausgeprägten lokalen Unterschiede zu finden waren. In dem See, der räumlich am wenigsten strukturiert war, im Brunnsee, war entsprechend auch die Population räumlich am wenigsten genetisch differenziert. Im Hartsee, in dem die untersuchten Stichproben räumlich weiter auseinanderlagen (ca. 1250 m), wurden weniger Unterschiede gefunden, als durch die größere Entfernung erwartet. Möglicherweise ist die stärkere Windexponiertheit in einem großen See dafür verantwortlich, daß die von Daphnien bewohnten Wasserschichten häufiger durchmischt werden. In jedem der drei Seen könnten Herbst- und Frühlingsstürme ausreichen, Wasser aus verschiedenen Seeteilen wieder zu durchmischen, so daß lokal verschiedene Selektionskräfte an verschiedenen Stellen im See, wenn auch vielleicht längerseitlich vorhanden, nur in den Sommermonaten zu erkennen sind.

Der Seeleitensee stellt beim Vergleich der genetischen und geographischen Distanzen zwischen den Seen eine Ausnahme dar. Zum direkt benachbarten Brunnsee und zum Klostersee sind die genetischen Distanzen relativ hoch. Lokale Selektionsunterschiede sind vermutlich der Grund dafür, daß die Population aus dem Seeleitensee genetisch relativ weit von der direkt benachbarten Population aus dem Brunnsee entfernt ist, obwohl diese Seen durch einen Bach verbunden sind. Diese Unabhängigkeit manifestierte sich darin, daß die genetische Distanzen zwischen zeitgleichen Populationen aus beiden Seen in der Phase sunahm, in der die beschriebenen Veränderungen im Brunnsee festgestellt wurden. Im gleichen Zeitraum blieb nämlich die Population aus dem Seeleitensee genetisch relativ stabil. Wie in Norddeutschland bei *D. galeata* (Mort & Wolf 1986), scheint auch in diesem Fall für die genetische Ähnlichkeit nicht entscheidend, ob Seen durch Wasserläufe miteinander verbunden sind, sondern eher die Kombination zweier Faktoren, nämlich geographische Nachbarschaft verbunden mit ähnlichen Selektionsbedingungen. Stark verschiedene Selektionskräfte könnten

eventuell stattfindende Austausche zwischen Populationen verdecken.

Die insgesamt beobachteten geringen großräumigen Unterschiede in den Allelspektren der Art *D. hyalina* decken sich mit den Befunden bei *D. galeata* aus Norddeutschland (Mort & Wolf 1986). Die Unterschiede sind wesentlich kleiner als bei *D. magna* in Teichhabitaten (Hebert 1974d), wo Allelsubstitutionen bereits bei Populationen gefunden wurden, die nur wenige Kilometer voneinander getrennt waren. Im Gegensatz zu den Ergebnissen beim *D. longispina* O. F. Müller-Artkomplex in Norwegen (Wolf & Hobaek 1986) und deutlicher als bei *D. galeata* (Mort & Wolf 1986), wo nur selten Allelfrequenzen unso ähnlicher waren, je benachbarter die Populationen, findet man starke Indizien für Austauschprozesse zwischen Populationen bei *D. hyalina*. Sie scheinen bei *D. hyalina* im Untersuchungsgebiet um Seoon dafür verantwortlich zu sein, daß eine sehr deutliche Korrelation zwischen geographischer und genetischer Distanz gefunden wurde. Die über drei Loci berechneten Werte für genetische Distanzen ($0 \leq D \leq 0.35$) liegen im Bereich der Angaben für Populationen von *D. galeata* ($0.002 \leq D \leq 0.24$, 3 Loci, Mort & Wolf 1986), die ca. 1.5 bis 9 km auseinanderlagen. Auch die niedrigen F_{ST} -Werte verdeutlichen, daß Austausch zwischen lokal verschiedenen Populationen gelegentlich stattgefunden haben muß: Bei den von mir untersuchten pelagischen Gruppen lagen diese Werte zwischen 0.076 (D_{g1} , 6 Populationen), 0.167 (*D. hyalina*, 9 Populationen, s. Pkt. 3.1.2.5), 0.216 (*D. cucullata*, 5 Populationen) und 0.233 (*D. hyalina*, 6 Populationen) jeweils über drei Loci berechnet. Dies stimmt in etwa mit den Werten überein, die man bereits von pelagischen Daphnienarten kennt ($0.012 \leq F_{ST} \leq 0.257$; 5 Loci, Mort & Wolf 1986), während für litorale Arten wesentlich höhere Werte berichtet werden: $0.319 \leq F_{ST} \leq 0.794$ (über 8 bis 11 Loci berechnet; Hebert & Moran 1980; Wolf 1987b). Vergleichbar sind offenbar nur Werte für pelagische Formen, wobei niedrige Werte gleichzeitig Indizien für Genfluß zwischen Populationen sind. Das Ergebnis bei *D. hyalina* bestätigt frühere Befunde, daß Austauschprozesse bei pelagischen Arten relativ zu Faktoren wie Selektion und Drift eine größere Bedeutung als bei Populationen litoraler Daphnienarten haben.

3.3 Sexualität bei *Daphnia hyalina*

3.3.1 Einleitung

Bei Arten mit zyklischer Parthenogenese und regelmäßiger Sexualität fand man bisher nach biparentalen Vermehrungsphasen meist Hardy-Weinberg-Proportionen im Genpool (Hebert 1974b; Hebert & Moran 1980; Korpelainen 1986c). Bei Arten mit seltener Sexualität, wie *D. galeata mendotae*, wurden einerseits ebenfalls Übereinstimmung mit Hardy-Weinberg-Proportionen gefunden (Mort & Wolf 1985). Andererseits sind häufig, während langer parthenogenetischer Phasen, in sich nahezu obligat parthenogenetisch fortpflanzenden Populationen, Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen zu beobachten (Hebert & Crease 1980; Mort & Jacobs 1981; Jacobs 1982). Meist ist der Umfang biparentaler Vermehrung im Verhältnis zu rein klonaler Vermehrung nicht genauer bekannt. Das Ausmaß an Sexualität kann jedoch eine Rolle spielen, wenn zeitlich verschiedene Genotypstrukturen in den Populationen gefunden werden, insbesondere wenn neue Genotypen auftreten. Ein wichtiger Effekt periodisch wiederkehrender Sexualität ist, daß diese die genotypische Zusammensetzung der Population langfristig beeinflusst und verhindert, daß zeitlich begrenzte Selektionsprozesse schnell zur Eliminierung bestimmter Genotypen führt.

Zusätzlich zu den intraspezifischen Konsequenzen in bisexuellen Phasen sind besonders Bastardisierungen zwischen nah verwandten koexistierenden Arten, die ihren Ursprung in der zeitlich synchronen Produktion der Geschlechtspartner haben, Quellen für völlig neue Genotypen bzw. neuer, Arten nicht zuordenbarer, genetischer Variabilität und verkomplizieren die Abgrenzung von disjunkten Genpools.

Insbesondere die Populationsdichte bzw. die Dichte der Sexualtiere ist entscheidend dafür, wie häufig Paarungen im See stattfinden, da sich die Geschlechtspartner erst finden müssen. Die Populationsdichte hat für die bisexuelle Vermehrung bei Daphnien noch eine andere wichtige Bedeutung; denn hohe Populationsdichten sind neben niedrigem Nahrungsangebot sowie sonstigen ungünstigen Lebensbedingungen (z.B. Temperatur), wichtige Faktoren, die Männchen- bzw. Ehippienproduktion auslösen (Mortimer 1936; Banta 1939; Stross 1966; D'Abramo 1980). Deshalb wurde in meiner Untersuchung zunächst die Populationsdichte lokaler Populationen von *D. hyalina* geschätzt.

Zum anderen wurden enzymelektrophoretisch bestimmte Genotypstrukturen mit Hardy-Weinberg-Proportionen verglichen und das Kopplungsungleichgewicht zwischen jeweils zwei Loci geschätzt. Ferner wurde die Klonspezifität von Männchen und Ehippienweibchen untersucht, um herauszufinden, ob in Übereinstimmung mit Befunden an litoralen Arten (Hebert 1974c; Lynch 1983; Korpelainen 1986a, 1987) klonale Unterschiede in der Produktion von Sexualtieren besteht.

3.3.2 Populationsstruktur, Ausmaß an Sexualität und Hybridisierung

In jedem der drei genauer untersuchten Seen Brunnsee, Hartsee und Seeleitensee wurde hauptsächlich die Population an einer Probestelle charakterisiert und nur vergleichend zu einigen Zeitpunkten auch die Struktur an der zweiten Probestelle betrachtet. Im Falle des gemeinsamen Vorkommens weiterer Daphniengruppen bzw. Arten, wie im Seeleitensee und Hartsee, wurde auch deren Populationsstruktur bestimmt, um Indizien für die Wahrscheinlichkeit von Hybridisierungen zu finden. Es wurde dazu der Anteil juveniler Tiere, adulter Weibchen, Männchen und Ephippien tragender Weibchen („Eph.-Weibchen“) bestimmt. Aus der Häufigkeit der Geschlechtspartner wurde ein Kontaktindex berechnet, um das Ausmaß an Sexualität in den drei Seen vergleichen zu können.

3.3.2.1 Populationsstruktur

BRUNNSEE

Bei *D. hyalina* sind zwei Maxima der Populationsdichte erkennbar (Abb. 3.3.1 A). Ein Maximum lag im Frühjahr, das andere im Herbst. Die größte Populationsdichte an Stelle I wurde im November 83 mit 6.3 Tieren pro Liter erreicht. Stets überwinterten Restpopulationen aus prozentual mehr adulten als juvenilen Tieren, wobei die Populationsdichte etwa eine Zehnerpotenz niedriger als das Maximum lag (Tab. 3.3.1, Abb. 3.3.1 B).

Im Durchschnitt fand ich über den Zeitraum von zwei Jahren 2.1 Tiere bzw. 1.1 adulte Weibchen pro Liter. Männchen und Eph.-Weibchen traten sporadisch in geringen Dichten das ganze Jahr über auf (Tab. 3.3.1). Der Anteil der Männchen betrug im Schnitt 2.6% der adulten Weibchen, mit einem deutlichen Maximum von 26.3% im Oktober 84. Der Anteil der Eph.-Weibchen betrug im Mittel 0.12% der adulten Weibchen, das Maximum lag bei 2.5% im Dezember 83. Das bedeutet, daß Eph.-Weibchen im Schnitt mindestens 10-mal seltener waren als Männchen. Auffallend ist, daß beide Geschlechtspartner nur ganz selten synchron in der gleichen Probe gefunden wurden (z.B. im Juli 85). Sie erreichten dann zusammen nur eine Häufigkeit von ca. 1% der adulten Weibchen. Meist war die Dichte des einen der beiden Partner jedoch zu gering, als daß er zusammen mit dem anderen in der gleichen fixierten Planktonprobe gefunden wurde. Besonders auffällig war die hohe Männchenproduktion im Herbst 1984 (Tab. 3.3.1): Der Anteil der Männchen an der Probestelle I erreichte 12.6% der Gesamtpopulation bzw. 26.3% der Anzahl adulter Weibchen. In fixierten Material wurden gleichzeitig keine Eph.-Weibchen gefunden. Daß Weibchen mit Ephippien zu diesem Termin in sehr geringen Dichten auftraten, geht daraus hervor, daß einige im tiefgefrorenen Material für die elektrophoretischen Untersuchungen gefunden wurden. Wie im Methodenabschnitt beschrieben, wurde für das fixierte Material meist nur ein Vertikalzug, jedoch mehrere zum Aussortieren der Daphnien für die Elektrophorese gezogen.

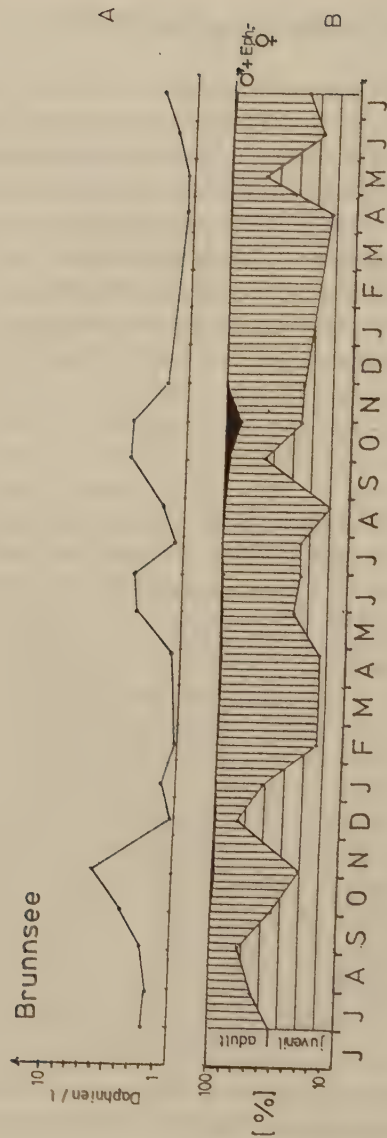


Abb. 3.3.1 Daphniendichten und Populationsstruktur von *D. hyalina* im Brunensee. A: Daphniendichten; B: Anteil juveniler und adulter Weibchen (ohne Ephippium) neben Männchen bsw. Ephippien-Weibchen, die zu einer Kategorie zu samengefaßt sind (schwarz).

Tab. 3.3.1 Populationsstruktur von *D. hyalina* im Brunnsee. m: Prozentsatz Männchen; w: Prozentsatz Eph.-Weibchen (100% = Summe aller adulten Weibchen); T: mittlere Temperatur [°C]; ST: Sichttiefe [m]; -: nicht gemessen; +: Tiere in Elektrophorese getestet; N: Tiere pro Liter (Gesamtzahl); N': adulte Weibchen pro Liter; Ort: Probestelle I bzw. II

Termin	Ort	N	N'	m	w	T	ST
6/83	I	2.0	1.0	0	0	13.0	—
7/83	I	1.9	0.7	0	0	14.6	4
9/83	I	2.3	0.5	0	0	13.4	4
10/83	I	4.0	1.9	0.60+	0	8.2	7
11/83	I	6.3	4.2	1.90	0	8.2	7
12/83	I	0.5	0.1	0	2.50	3.9	—
1/84	I	1.1	0.4	0	0	4.4	—
2/84	I	0.2	0.2	0	0	4.4	—
4/84	I	0.6	0.5	0+	0.09	7.8	—
5/84	I	3.5	2.0	0.02	0	10.0	4
6/84	I	3.8	2.4	0	0.02+	12.1	4
7/84	I	0.7	0.4	0	0	14.1	6
8/84	I	1.7	1.5	0.04	0	15.7	6
8/84	II	1.6	1.0	2.50	0	15.3	7
9/84	I	4.4	1.2	20.50+	0	13.0	6
9/84	II	3.2	1.7	8.00	0	13.0	6
10/84	I	4.2	2.0	26.30+	0+	12.0	8.5
10/84	II	2.0	0.9	0.70	0.11	12.1	8
11/84	I	1.6	1.0	0	0	8.1	9
11/84	II	0.6	0.3	0.50	0	8.0	9
4/85	I	0.5	0.4	0	0	5.8	8.5
5/85	I	0.5	0.1	0	0	8.9	4
6/85	I	1.4	1.0	0	0	10.1	5
7/85	I	1.9	1.1	0.90+	0.07+	11.8	7

Beim Vergleich der beiden Probestellen wird deutlich, daß lokale Unterschiede in der Populationsstruktur beträchtlich sein können. Vergleicht man z.B. die Herbstdaten (10/84, 11/84) an Stelle I mit denen an der Probestelle II, (Tab. 3.3.1), so divergierten die Populationsdichten zeitweise etwa um den Faktor zwei. Der Prozentsatz der Männchen lag sogar um zwei Zehnerpotenzen auseinander und auch die Häufigkeit der Eph.-Weibchen war lokal deutlich verschieden.

SEELEITENSEE

In diesem See kam neben *D. hyalina* noch eine zweite Daphniengruppe in niedrigen Dichten vor, die zur mutmaßlichen Hybridengruppe Dg_1 zu rechnen ist. In Abb. 3.3.2 A ist die Dichte beider Gruppen zusammen dargestellt. Der Anteil der Dg_1 -Gruppe ist meist zu vernachlässigen, da er außer im Juni und Juli 1985 (11% bzw. 14%) stets weniger als 5% betrug. Nicht immer kann im Jahresverlauf mehr als ein Maximum in der Populationsdichte erkannt werden. Während im Herbst 1983 ein zweites Maximum deutlich wird, fehlte im

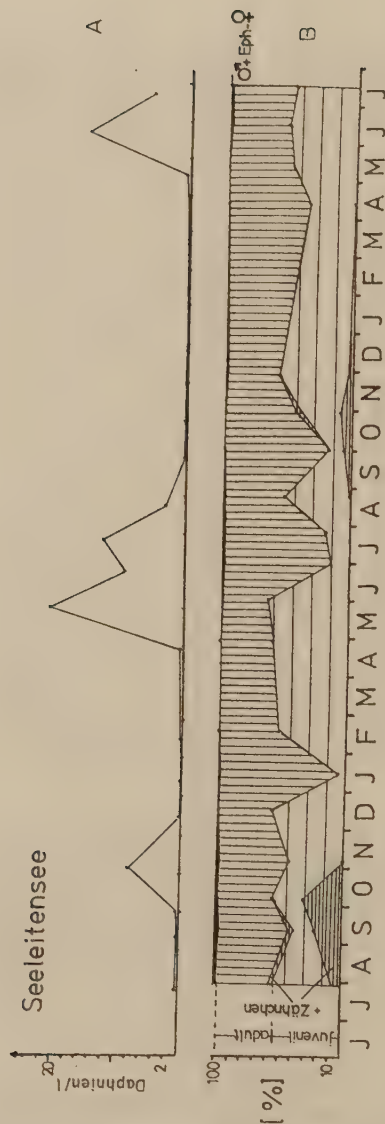


Abb. 3.3.2 Daphniendichten und Populationsstruktur der koexistierenden Gruppen im Seeleitzensee. A: Daphniendichte aller Daphnien (Juvenile und Adulte von *D. hyalina* und *Dg₁*); B: Anteil juveniler und adulter Weibchen (ohne Ephippium) neben Männchen bzw. Ephippien-Weibchen, die zu einer Kategorie zusammengefaßt sind (schwarz). Sonderformen mit Nackenzähnhchen sind extra markiert.

folgenden Jahr ein entsprechendes. Trotz dieser Unterschiede bestand auch in diesem See ein Jahreszyklus in der Populationsdichte, da sich im Jahr 1985 das Frühsommermaximum wiederholte.

Im Seeleitensee fand ich wesentlich höhere maximale Populationsdichten als im Brunnsee. Es wurden Spitzenwerte von über 20 Tieren pro Liter (5/84) erreicht (Tab. 3.3.2). Die Tiere überwinterten in kleineren Populationsdichten als im Brunnsee (weniger als 0.1 Tieren pro Liter). Der Anteil juveniler Tiere war dabei relativ hoch (Abb. 3.3.2 B). Jeweils im Herbst traten juvenile Tiere und erste Adultstadien mit Nackenzähnnchen auf. Im Mittel fand ich von adulten Weibchen der Art *D. hyalina* 2.21 Tiere/l.

Tab. 3.3.2 Populationsstruktur bei *D. hyalina* und der mutmaßlichen Hybridengruppe D_{g1} im Seeleitensee. m: Prozentsatz Männchen; w: Prozentsatz Eph.-Weibchen (100% = Summe aller adulten Weibchen von *D. hyalina*); T: mittlere Temperatur [°C]; ST: Sichttiefe [m]; -: nicht gemessen; +: Tiere in Elektrophorese getestet; N: Tiere pro Liter (Gesamtzahl); N_h : adulte *hyalina*-Weibchen pro Liter; N'_z : adulte D_{g1} -Weibchen pro Liter; Ort: Probestelle I bzw. II

Termin	Ort	N	N_h	N'_z	m	w	T	ST
7/83	I	0.24	0.11	0	3.4	0.7	17.5	3.5
9/83	I	0.30	0.18	0	2.6	2.5	13.1	3
10/83	I	0.50	0.17	<0.01	3.5	0	13.7	3
11/83	I	8.10	4.50	0	2.9	0	8.2	4
12/83	I	0.04	0.02	<0.01	1.7	0	3.8	—
1/84	I	0.03	0.03	<0.01	0+	1.3	4.3	—
2/84	I	0.02	0.01	0	0	0	4.0	—
4/84	I	0.44	0.18	0.02	0	0	8.4	2.5
5/84	I	21.40	8.00	0.13	1.8	0	10.7	2
5/84	II	3.62	1.20	0.02	5.1	0	10.7	2
6/84	I	9.55	7.90	0.05	2.0+	0	12.7	4.5
7/84	I	13.40	10.70	0.02	0.4	0.6+	14.5	1.5
8/84	I	3.21	1.50	0.01	1.3	0	15.6	2
9/84	I	0.31	0.25	0.01	0	0	12.1	4
10/84	I	0.06	0.03	0	0	0	11.1	5
11/84	I	0.36	0.15	<0.01	1.2	0	7.0	4.5
4/85	I	0.40	0.25	0.02	0	0	6.4	3.5
5/85	I	3.20	1.50	0.19	0	0	9.5	2.5
6/85	I	13.10	6.03	2.26	2.8+	1.5+	11.0	4
7/85	I	2.80	1.46	0.05	0.6+	0.6	12.7	4.5

In der Hybridgruppe betrug die Anzahl adulter Weibchen im Schnitt etwa 0.14 Tiere pro Liter, das entspricht ca. 6% aller adulter Weibchen. Der Anteil dieser Gruppe betrug im Mittel ca. 3% der Gesamtanzahl aller Daphnien beider Gruppen, kann jedoch bis 14% aller Daphnien (bzw. 37% aller adulten Daphnien) ausmachen, wie z.B. im Sommer 1985. Auch von dieser Daphniengruppe überwinterte nur ein kleiner Prozentsatz mit weniger als

0.01 adulten Tieren pro Liter (Tab. 3.3.2). Die Gesamtpopulationsdichte mit allen Stadien beider Daphniengruppen betrug im Mittel ca. 4.1 Daphnien pro Liter.

Männchen und Eph.-Weibchen kamen auch im Seeleitensee bei *D. hyalina* sporadisch das ganze Jahr über vor. Ich fand maximal 5.1% und im Mittel ca. 1.5% Männchen bezogen auf die Anzahl adulter Weibchen. Eph.-Weibchen waren bei *D. hyalina* in diesem See wesentlich häufiger als im Brunnsee und erreichten im Sommer bis Frühherbst ihre höchsten Abundansen mit einem Maximum von 2.5% der adulten Weibchen. Im Mittel betrug ihr Anteil 0.36%. Bei der Hybridgruppe wurden dagegen, vermutlich wegen der Seltenheit dieser Gruppe, keine Weibchen mit Ehippien gefunden. Bei den Männchen kann nicht mit Sicherheit entschieden werden, ob bei den *D. hyalina*-Zählungen nicht auch Männchen der Hybridgruppe involviert waren. Deren Anteil wäre aufgrund der Seltenheit jedoch so gering, daß er vernachlässigbar ist.

Die Häufigkeiten der Männchen und Eph.-Weibchen waren zeitlich nicht miteinander korreliert. Männchen wurden, wie schon im Brunnsee, wesentlich häufiger gefunden als Weibchen mit Ehippien. Mittelt man den Anteil eines jeden Geschlechtspartners über die Termine an denen beide gemeinsam vorkamen, beträgt der Anteil der Eph.-Weibchen im Schnitt 0.7%, der Männchen 1.0% (jeweils bezogen auf adulte Weibchen). Das heißt, sie kamen dann in etwa gleich häufig vor.

Beim Vergleich der Populationsstrukturen an den beiden Probestellen im See waren, wie im Brunnsee, die Dichteunterschiede groß (Tab. 3.3.2). Im Mai/84 wurden z.B. Werte gefunden, die um den Faktor 7 auseinanderlagen.

HARTSEE

Im Hartsee erschwerten die dort vorkommenden mutmaßlichen Hybridgruppen die saubere Trennung von kleinen Juvenilstadien, besonders bei Männchen verschiedener Daphniengruppen. So konnten nur die Männchen von *D. cucullata* eindeutig identifiziert werden. Alle übrigen Männchen wurden einer Sammelgruppe (m-c; Tab. 3.3.3) zugeteilt, von der meist nur ein kleiner Prozentsatz der Art *D. hyalina* zuzurechnen sein wird. Adulte Weibchen, und damit auch Eph.-Weibchen, konnten dagegen gut den verschiedenen Daphniengruppen zugeordnet werden. Zum Aussählen wurden vier Gruppen gebildet: 1) *D. hyalina* „h“; 2) *D. cucullata* „c“; 3) die selten vorkommende *D. galeata*-Gruppe Dg_2 , die gemeinsam mit den morphologisch schwer unterscheidbaren beiden *D. longispina*-Gruppen ($Dl1$, $Dl2$) zu einer Sammelgruppe „g+l“ zusammengefaßt wurde; 4) die ebenfalls mehrere morphologische Typen umfassende Hybridgruppe Dg_1 , die unter diesem Aspekt nicht genauer differenziert wurde (zur Bezeichnungen der Gruppen s. Pkt. 3.1).

Betrachtet man den zeitlichen Verlauf der Populationsdichte aller Daphniengruppen im Hartsee, so wird ein Sommermaximum mit maximal 23.7 Tieren (bzw. 10 adulten Daphnien) pro Liter neben einem wesentlich kleineren Herbstmaximum (ca. 6 Tiere/l bzw. 4.5 adulte

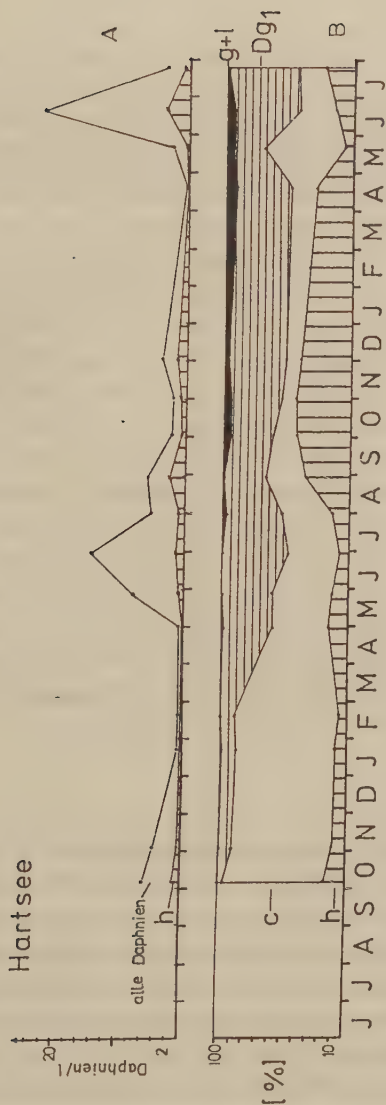


Abb. 3.3.3 Daphniendichten und Zusammensetzung der adulten Klasse der koexistierenden Gruppen im Hartsee. A: Daphniendichte aller Daphnien (Juvenile und Adulte aller Gruppen; h: Anteil von *D. hyalina* (exklusive 1. + 2. Häutungsstadium). B: Prozentualer Anteil adulter Weibchen aus verschiedenen Gruppen. Dg₁: Untergruppe von *D. galeata*; c: *D. cucullata*; h: *D. hyalina*; g+l: Dg₂ + Dl₁ + Dl₂.

Tab. 3.3.3 Populationsstruktur bei vier Daphniengruppen im Hartsee. m-c: alle Männchen außer von *D. cucullata*; c: *D. cucullata*; h: *D. hyalina*; g: *Dg₂*; l: *Dl₁*; *Dl₂*; *Dg₁*; *Dg₁*; (100% = Summe aller adulten Weibchen). T: mittlere Temperatur [°C]; ST: Sichttiefe [m]; - : nicht gemessen; +: Tiere in Elektrophorese getestet; N: Tiere pro Liter (Gesamtzahl); N': adulte Weibchen pro Liter; N_h: adulte *hyalina*-Weibchen pro Liter; Ort: Probestelle I bzw. II, III

Termin	Ort	N	N'	N _h	% Männchen		% Eph.-Weibchen				T	ST
					m-c	c	h	Dg ₁	c	g+l		
10/83	I	6.1	4.5	0.76	0	3.6	0	0	0	0	11.1	2.5
11/83	I	4.5	2.4	0.26	3.70+	8.9	0.3+	0.02	0.40	0	6.7	3.5
1/84	I	0.9	0.6	0.05	1.18+	0	0	0	0.08	0	3.4	3
2/84	I	0.7	0.6	0.04	0	0	0	0	0	0	2.8	2
4/84	I	0.7	0.4	0.06	0	0	0	0	0	0	7.2	2
5/84	I	7.2	3.8	0.50	2.10	2.3	0	0.60	0	0.01	9.4	3.5
6/84	I	14.7	4.8	0.35	0	0.4	0	0	0	0	11.3	2
7/84	I	5.3	2.1	0.28	0	0	0	0	0	0	11.5	1.5
8/84	I	5.9	2.4	0.83	0	0	0	0	0	0	12.0	2
8/84	II	3.1	1.1	0.36	0.20	0	0	0	0	0	10.5	2
8/84	III	5.0	2.3	0.57	0.30	0	0	0	0	0	-	2
9/84	I	2.3	1.1	0.47	6.30	2.3+	0	0	0	0	11.4	2
10/84	I	2.2	0.9	0.39	23.20+	0.3	0.9+	0.05	1.00	0	9.5	4
11/84	I	4.0	2.0	0.78	10.30+	0.2	2.2+	0.30	0.20	0.02	6.2	3.5
4/85	I	0.09	0.08	0.02	0+	0	0	0	0	0	5.4	1.5
5/85	I	2.4	1.0	0.06	0.30	0.3	0	0	0	0	10.1	3.5
6/85	I	23.7	10.0	1.40	0.40	0.1	0	0.30	0	0	9.9	4.5
7/85	I	3.3	1.3	0.23	0.20	0.2	0	0	0.20	0	13.2	1

Daphnien/l) deutlich (Tab. 3.3.3). Das Minimum lag bei 0.09 bis 0.7 Tieren (bzw. 0.08 bis 0.6 adulter Daphnien) pro Liter im Winter. Im Mittel fand ich über den gesamten Untersuchungszeitraum 5.1 Tiere (bzw. 2.3 adulte Daphnien) pro Liter.

Die Populationsdichte der relativ sicher bestimmten Individuen von *D. hyalina* (juvenile Tiere im 1. und 2. Häutungsstadium konnten nicht immer eindeutig identifiziert werden, erst ab dem ca. 3. Häutungsstadium war eine eindeutige Zuordnung möglich) zeigte 1985 ein Sommermaximum, mit 3.5 Tieren/l (bzw. 1.4 adulten Weibchen/l), das im Jahr zuvor fehlte, bzw. verschoben im Spätsommer zu erkennen ist (Abb. 3.3.3 A). Die prozentuale Verteilung aller adulten Weibchen der verschiedenen Daphniengruppen ist in Abb. 3.3.3 B dargestellt. Man kann keinen Jahreszyklus in den Abundanz von verschiedenen Formengruppen erkennen. Adulte Weibchen der Art *D. hyalina* stellten maximal ca. 40% der Gesamtanzahl aller koexistierenden adulten Daphnien (im Herbst und Winter 84/85). Der Anteil adulter Weibchen von *D. cucullata* nahm von etwa 80% im Laufe der Zeit drastisch ab. Der Anteil der Hybridgruppe (*Dg₁*), der im Herbst 83 noch sehr klein war, nahm im Untersuchungszeitraum dagegen stark zu und stieg auf etwa die Hälfte aller adulten Daphnienweibchen an. Der

Prozentsatz der adulten Weibchen der g+l-Gruppe blieb im gesamten Untersuchungszeitraum relativ klein.

Der Anteil von Männchen und Eph.-Weibchen wurde aus Vergleichsgründen jeweils auf die Summe aller adulten Weibchen bezogen, da die Männchen nicht nach Arten differenziert werden konnten. Der Prozentsatz der Eph.-Weibchen an der Summe aller adulten Weibchen betrug für *D. hyalina* maximal 2.2% und im Schnitt 0.19% (bezogen auf adulte *hyalina*-Weibchen betrugen die entsprechende Prozentsätze maximal 5.4%, im Schnitt ca. 1%). Für die Hybridengruppe *Dg₁* wurden maximal 0.6% und im Schnitt 0.07% Eph.-Weibchen gefunden. Bei *D. cucullata* wurden entsprechende Prozentsätze von maximal 1% und im Mittel 0.1% gefunden. Am seltensten wurden Eph.-Weibchen bei der g+l-Gruppe gefunden: maximal 0.02%, im Schnitt 0.002%. Männchen wurden in der Sammelgruppe m-c mit einer Häufigkeit von maximal 23.2% aller adulten Weibchen gefunden, im Schnitt betrug ihr Anteil 2.7%. Für Männchen von *D. cucullata* wurden maximal 8.9%, im Schnitt 1.0% gefunden. Häufig wurden Eph.-Weibchen bzw. Männchen verschiedener Daphniengruppen gemeinsam in den Proben gefunden (Tab. 3.3.3), so daß die Grundlage für Bastardisierungen prinzipiell gegeben war.

Daß auch im Hartsee lokale Unterschiede in der Populationsstruktur vorlagen, soll am Termin August 1984 verdeutlicht werden. Dort wurden gleichzeitig drei verschiedene Stellen im See untersucht (Abb. 2.1). Gewisse Unterschiede bestanden sowohl in der Populationsgröße als auch der Häufigkeit von Männchen. (Tab. 3.3.3). Sie waren jedoch in jedem Fall um weniger als den Faktor zwei verschieden.

Seenvergleich

Vergleicht man die drei Seen zunächst bezüglich der auch für die Auslösung der Sexualphasen wichtigen Umweltfaktoren, Secchi-Sichttiefe und mittlere Temperatur, so ist der Hartsee im Mittel am kältesten mit 8.9° Celsius, während die beiden anderen Seen im Untersuchungszeitraum im Mittel etwa gleiche Temperatur besaßen (ca. 10.3°C). Die Sichttiefe war im Brunnsee (im Mittel 6.3 m) wesentlich höher als im Seeleitensee (3.3 m) bzw. im Hartsee (2.6 m). Im Hartsee tragen jedoch vermutlich auch Huminsäuren dazu bei, daß der Wert so niedrig ist.

Die Anzahl der koexistierenden Gruppen war im Hartsee am größten (hier wurden beim Auszählen vier aus sieben im See genetisch differenzierbaren Gruppen gebildet), während im Seeleitensee zwei Gruppen koexistierten und im Brunnsee nur eine Gruppe vorkam.

Beim Vergleich der mittleren Daphniendichten, ohne nach verschiedenen Gruppen zu differenzieren, waren die Dichten im Hartsee mit 5.1 Tieren/l am höchsten, gefolgt vom Seeleitensee mit 4.1 Tieren/l. Am geringsten waren die Dichten im Brunnsee mit im Schnitt 2.1 Tieren/l. Der Hartsee ist also am größten, tiefsten, er ist eutroph (Pkt. 2.1), und hat die

größten Daphniendichten sowie die höchste Anzahl koexistierender Gruppen. Der Brunnsee ist dagegen am kleinsten, ist am klarsten (oligo-mesotroph, Pkt. 2.1), und hat die geringste Daphniendichte wobei er nur eine Daphniengruppe beherbergt. Eine Zwischenstellung nimmt der Seeleitensee ein, sowohl von der Seegröße, als auch der Trophie (meso-eutroph, Pkt. 2.1), der Daphniendichten und der Anzahl koexistierender Gruppen (swei).

In allen drei Seen war eine Saisonalität in der Dichte mit einem Frühjahrsmaximum und manchmal einem Herbstmaximum zu erkennen. Lokale Unterschiede in den Populationsdichten wurden in jedem der Seen gefunden. In manchen Seen unterschied sich auch die Häufigkeit der Männchen an den verschiedenen Stellen im See.

Im Hartsee war der Proszentsatz der Eph.-Weibchen im Schnitt am größten (ca. 1% der adulten *hyalina*-Weibchen) im Seeleitensee etwa halb so groß und im Brunnsee um fast den Faktor 10 geringer als im Hartsee. Der Proszentsatz der *D. hyalina*-Männchen war dagegen in allen drei Seen etwa gleich (im Schnitt 2–3 %). Im Brunnsee war dabei die Produktion beider Geschlechtspartner am schlechtesten synchronisiert. Auch der Zeitpunkt der bisexuellen Phasen war in den einzelnen Seen verschieden. Im Seeleitensee kamen Männchen bzw. Eph.-Weibchen von *D. hyalina* in größeren Häufigkeiten im Sommer und Frühherbst vor, im Hartsee eher im Herbst bis Spätherbst und im Brunnsee kamen sie sporadisch zu allen Jahreszeiten vor. Nur die Männchenproduktion zeigte auch im Herbst ihr Maximum.

3.3.2.2 Ausmaß an Sexualität innerhalb der *D. hyalina*-Gruppe und Hybridisierung zwischen verschiedenen Gruppen

Um einen Anhaltspunkt für den Umfang an Sexualität in den verschiedenen Populationen zu erhalten, und um das Ausmaß an Sexualität in den verschiedenen Seen vergleichen zu können, wurde ein maximaler Kontaktindex berechnet. Er wurde folgendermaßen bestimmt: Zu den Terminen an denen Männchen und Eph.-Weibchen gleichzeitig in den Proben gefunden wurden, wurde das Produkt der relativen Häufigkeit der Geschlechtspartner in der Gesamtpopulation gebildet und mit der Populationsdichte pro 100 m³ multipliziert. Dieses Produkt wurde mit einem weiteren Faktor multipliziert: Es ist bekannt, daß sich Tiere während der Vertikalwanderung in der Nacht in den oberen vier bis fünf Metern unter der Wasseroberfläche konszentrieren. Je nach Tiefe der Probestelle wurde deshalb ein entsprechender Verdichtungsfaktor berechnet (Brunnsee/Hartsee: Probentiefe aus ca. 16 m → (16:4 = 4) Faktor 4; Seeleitensee: Probentiefe aus 12 m → (12:4 = 3) Faktor 3). Der Index erlaubt zwar keine direkten Aussagen für die Chance des Aufeinandertreffens der Geschlechtspartner, da hierfür auch Schwimmgeschwindigkeit, visuelle Fähigkeit, Lebenslänge, ggf. auch Pheromone etc. eine Rolle spielen, aber für den Seenvergleich sind doch relative Angaben möglich. Ist beispielsweise nur ein Partner vorhanden, beträgt der Wert immer Null. Ein Wert von 1 bedeutet z.B., daß je ein Männchen und ein Eph.-Weibchen, oder 10 Männchen

und 0.1 Eph.-Weibchen vorkamen, ein Wert von 100 entsprechend, daß 10 Männchen und 10 Eph.-Weibchen jeweils pro 100 m^3 vorkamen. Bei einer Schwimgeschwindigkeit von 20 cm/min und einer Lebensdauer von ca. 10 Tagen legt ein Tier eine Strecke von ca. 300 000 cm zurück. Nimmt man einen Aktionsradius von ca. 1 cm^2 an, errechnet sich ein Volumen von 300 l, das ein Tier in seinem Leben durchschwimmt. Bei einem Kontaktindex von 100, wenn also z.B. 10 Männchen und 10 Ehippienweibchen in 100 m^3 vorkommen, bedeutet dies, daß die Schwimmbahnen der Partner, bezogen auf ihre Lebensdauer, grob geschätzt ein Volumen von 6 m^3 ausfüllen. Dabei sind die Chancen genügend groß, daß sie sich in einem Volumen von 100 m^3 auch treffen.

BRUNNSEE

Berechnet man diesen Kontaktindex für den Termin Oktober 84 (an Stelle II), so erhält man einen Wert von 1.25. Entsprechend ergibt sich für den Juli 85 (an Stelle I) ein Wert von 1.61. Nimmt man für den Termin 10/84 an, als der Anteil der Männchen an der Gesamtzahl adulter Weibchen bei 26.3 % an der Probestelle I lag, daß die Häufigkeit der Eph.-Weibchen kleiner als 0.01% (sonst hätte man vermutlich Tiere auch im fixierten Material gefunden) also ca. 0.001% beträgt, ergibt dies einen Kontaktindex von 1.0. Die Produktion von Männchen könnte also nahezu umsonst gewesen sein, da auch zeitverschoben zu den Fangterminen vor- bzw. nachher keine Ehippienweibchen in den Proben gefunden wurden. Der Kontaktindex beträgt im Schnitt, bezogen auf die Termine an denen beide Geschlechtspartner gemeinsam in einer Probe vorkamen, ca. 1.43 und über alle Termine gemittelt 0.12.

SEELEITENSEE

Im Seeleitensee sind entsprechend berechnete Kontaktindizes dagegen wesentlich größer. Ein Maximalwert von 350 errechnet sich für den Juni 85, der mehr als 100-fach über dem höchsten Wert im Brunnsee liegt. An den übrigen Terminen, an denen Männchen und Eph.-Weibchen gemeinsam in einer fixierten Probe vorkamen, betragen die Indizes 3.6 (7/83), 21.1 (6/83), 61.5 (7/84) bzw. 8.2 (7/85), das heißt im Schnitt bei 88.9 wenn beide Partner synchron gefunden wurden, bzw. im Mittel bei 22.2 über alle Termine berechnet. Im Seeleitensee konnte es demnach von der Wahrscheinlichkeit her gesehen bei *D. hyalina* häufiger zu erfolgreichen Paarungen kommen als im Brunnsee. Dafür, daß es im Untersuchungszeitraum zu Rückkreuzungen zwischen der mutmaßlichen Bastardgruppe und der *D. hyalina*-Gruppe gekommen wäre, gibt es keine Indizien, da nie Ehippienweibchen bei der *Dg*₁-Gruppe gefunden wurden. Unter den gefundenen Männchen kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß ein geringer Prozentsatz zur *Dg*₁ gehören könnte.

HARTSEE

Beschränkt man sich bei der Interpretation der ausgezählten Daten auf die Paarungen,

Tab. 3.3.4 Kontaktindizes für Männchen und Eph.-Weibchen der verschiedenen Daphniengruppen im Hartsee für die Zeitpunkte, an denen Geschlechtspartner aus beliebigen Gruppen gemeinsam vorkamen. m-c: Männchen außer von *D. cucullata*; h': geschätzte Männchen von *D. hyalina*; c: *D. cucullata*; h: *D. hyalina*; g: D_{g2} ; l: $D_{l1} + D_{l2}$; D_{g1} : Hybridgruppe; weitere Bezeichnungen im Text.

Kombination			Datum						
Männchen		Eph.-Weibchen	11/83	1/84	5/84	10/84	11/84	6/85	7/85
(m-c)	×	h	56.8	0	0	307.5	906.4	0	0
h'	×	h	9.9	0	0	53.8	158.6	0	0
c	×	c	182.3	0	0	4.4	1.6	0	0.8
(m-c)	×	c	75.8	1.5	0	341.7	82.4	0	0.8
h'	×	c	13.3	0.3	0	59.8	14.4	0	0.1
c	×	h	136.7	0	0	4.0	17.6	0	0
(m-c)	×	D_{g1}	3.8	0	101.1	17.1	123.6	20.3	0
h'	×	D_{g1}	0.7	0	17.7	3.0	21.6	2.6	0
(m-c)	×	(g+l)	0	0	1.7	0	8.2	0	0
h'	×	(g+l)	0	0	0.3	0	1.4	0	0
c	×	D_{g1}	9.1	0	110.7	0.2	2.4	5.1	0

bei denen wenigsten einer der Geschlechtspartner *D. hyalina* ist, und berechnet zunächst Kontaktindizes von Eph.-Weibchen der Art *D. hyalina* mit einem Männchen aus irgendeiner der anderen Daphniengruppen, erhält man Werte zwischen 4 und 906 (Tab. 3.3.4).

Bei so hohen Werten sind offensichtlich neben der Paarung der Geschlechtspartner der Art *D. hyalina* auch Rückkreuzungen zwischen Bastardmännchen und Ephippienweibchen, als auch neue Bastardisierungen mit *D. hyalina* möglich. Im Oktober und November 1984 gehörten von den elektrophoretisch getesteten Männchen ca. 13% bzw. 22% zur Art *D. hyalina* (s.u.). Der Rest der Männchen gehörte der Hybridengruppe D_{g1} an. Das bedeutet, daß die Häufigkeit der Männchen im Oktober ca. 3% bzw. im November ca. 2.3% der zum gleichen Zeitpunkt vorhandenen adulten Weibchen (aller Gruppen) beträgt. Als Kontaktindex, bezogen auf Männchen und Eph.-Weibchen der Art *D. hyalina*, ergibt sich ein Wert von ca. 53.8 im Oktober, bzw. 158.6 im November. Geht man als grobe Näherung von einem Schnitt von ca. 17.5% *hyalina*-Männchen an der Gesamtzahl der Männchen (ohne *D. cucullata*) aus, wie dies im Mittel in den Monaten Oktober und November gefunden worden war, ergibt dies im Schnitt 2.6% Männchen bezogen auf adulte *hyalina*-Weibchen. Der Kontaktindex der Geschlechtspartner von *D. hyalina*, beträgt auf diese Weise berechnet, bezogen auf die Termine an denen beide gefunden worden waren, im Schnitt 74.1. Über alle Termine gemittelt erhält man einen Wert von 3.7. Indizes von über 100 errechnen sich

auch für Männchen und Weibchen aus verschiedenen taxonomischen Gruppen, z.B. zwischen *D. cucullata*-Männchen und *D. hyalina*-Eph.-Weibchen im November 1983 (Ta. 3.3.4). Bastardisierung zwischen verschiedenen taxonomischen Gruppen ist also prinzipiell möglich.

Seenvergleich

Vergleicht man die Kontaktindizes der Geschlechtspartner von *D. hyalina* in allen drei Seen, findet man im Seeleitensee die höchsten Werte. In diesem See beträgt der Index über alle Termine gemittelt: 22.2 und bezogen auf Termine an denen beide Geschlechtspartner von *D. hyalina* in einer Probe gefunden wurden: 88.9. Dies entspricht etwa dem 100-fachen der entsprechenden Werte im Brunnsee (0.12; 1.43) bzw. dem 1.2 bis 6-fachen der Werte im Hartsee (3.7; 74.1). Das bedeutet, daß sexuelle Vermehrung im Untersuchungszeitraum im Brunnsee eine wesentlich geringere Rolle gespielt hat als in den beiden übrigen Seen und, daß im Seeleitensee das Ausmaß an Sexualität vermutlich am größten war.

3.3.2.3 Klongruppenspezifität von Männchen und Ephippienweibchen

BRUNNSEE

Im Brunnsee wurden selten Tiere mit Ephippien gefunden und nur 12 davon wurden elektrophoretisch getestet. Um festzustellen, ob nur ganz bestimmte Klongruppen Ephippien bildeten, wurden die Häufigkeiten der seitgleich auftretenden Klongruppen mit und ohne Ephippien verglichen. Dabei konnte im Juli 85 für den PGM-Locus ein signifikanter Unterschied nachgewiesen werden ($\chi^2_{[2]} = 8.63$, $p = 0.003$; Erwartungswert aufgrund der kleinen Stichprobe >3). Auch Männchen kamen im Brunnsee nur selten vor. Es wurden insgesamt 10 Männchen zusammen mit den seitgleich auftretenden Weibchen getestet. In diesem Fall konnten keine Unterschiede zwischen beiden Gruppen nachgewiesen werden. Alle im See vorhandenen Klongruppen könnten also, entsprechend ihrer jeweiligen relativen Häufigkeiten Männchen produzieren.

SEELEITENSEE

Im Seeleitensee traten wesentlich häufiger Tiere mit Ephippien auf. Insgesamt wurden 146 Tiere mit Ephippien getestet, davon 79 im Juni 85, 67 im Juli 84. Die Genotypstrukturen bei Weibchen mit bzw. ohne Ephippien unterschieden sich zu diesen Zeitpunkten am PGM-Locus ($\chi^2_{[3]} = 79.1$, $p < 0.001$; bzw. $\chi^2_{[3]} = 7.87$, $p = 0.049$) und am GOT-1-Locus ($\chi^2_{[1]} = 5.26$, $p = 0.021$). Im Seeleitensee gab es also Klone, die in unterschiedlicher Häufigkeit bzw. zu unterschiedlichen Zeitpunkten, Ephippien bildeten. Im gleichen See wurden 12 Männchen untersucht. Es wurden, wie im Brunnsee, keine Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung zwischen den Gruppen der Männchen und Weibchen gefunden.

HARTSEE

Im Hartsee wurden insgesamt 99 Tiere mit Ehippien der Art *D. hyalina* elektrophoretisch untersucht. 93 Tiere stammten aus Stichproben im November 83 und 84, der Rest aus einer Stichprobe im Oktober 84. Der Vergleich mit den zeitgleich auftretenden Weibchen ohne Ehippien ergab keinerlei Unterschiede bei den Klongruppenhäufigkeiten. Aus diesem See wurden insgesamt 241 Männchen vom Oktober 84 und November 84 getestet. Davon gehörten maximal 32 Männchen der Art *D. hyalina* an, der Rest der Dg_1 -Gruppe, wie anhand deren Elektromorphen zurückkonstruiert werden konnte. Obwohl möglicherweise auch Männchen der sehr seltenen Dg_2 - bzw. *D. longispina*-Gruppe involviert waren (eindeutige Zuordnungen sind nur anhand des PGM-Locus mit dem M_2 -Allel und GOT-1-Locus mit dem Genotyp MM möglich, s. Pkt. 3.1.2.3), bestand zwischen den Klongruppen zu denen die Männchen gehörten und denen der zeitgleich auftretenden Weibchen kein Unterschied.

In keinem der drei Seen war also eine Klongruppenspezifität bei Männchen zu erkennen. Jede der Klongruppen produzierte entsprechend ihrer relativen Häufigkeit Männchen. Das gleiche gilt für die Ehippienproduktion im Hartsee. Im Brunn- und Seeleitensee gibt es jedoch Indizien dafür, daß Klone zu unterschiedlichen Zeitpunkten bzw. in unterschiedlichen Häufigkeiten Ehippien bildeten.

3.3.2.4 Vergleich mit Hardy-Weinberg-Proportionen

Ein Maß, um abzuschätzen, ob in den Populationen die biparentalen Phasen häufig sind, bzw. ob deren Umfang groß ist, ist die Abweichung der Genotypfrequenzen von Hardy-Weinberg-Proportionen zu bestimmen. Unendlich große Populationen, in denen keine Selektion stattfindet, Panmixie herrscht und keine Migration stattfindet, werden in ihren Genotypfrequenzen nicht von Hardy-Weinberg-Proportionen abweichen. Findet man keine Übereinstimmung mit Hardy-Weinberg-Proportionen, so kann dies auf Heterozygoten- bzw. Homozygoten-Überschuß beruhen. In sich vorwiegend parthenogenetisch fortpflanzenden Populationen könnte man erwarten, daß nach biparentalen Phasen (ohne Selektion) nach dem Schlüpfen der befruchteten Dauereier eine Verschiebung in Richtung Hardy-Weinberg erfolgt, wenn der Umfang der Sexualität ausreichend groß ist.

Ein guter Index, um zu beurteilen, welcher Art die Abweichungen sind, ist der Inzucht-koeffizient F von Wright (1922), den man für einen Locus mit zwei Allelen nach Brown (1970) folgendermaßen schätzen kann:

$$F = \frac{4X_{11}X_{22} - X_{12}^2}{(2X_{11} + X_{12})(X_{12} + 2X_{22})}$$

(X_{11} = Anzahl der Homozygoten für das Allel 1; X_{22} = Anzahl der Homozygoten für das Allel 2; X_{12} = Anzahl der Heterozygoten in der Population; $N = X_{11} + X_{12} + X_{22}$). Die

Teststatistik $F\sqrt{N}$ ist näherungsweise normalverteilt mit dem Mittelwert 0 und der Varianz 1. Negative Werte bedeuten Überschuß an heterozygoten, positive Werte Überschuß an homozygoten Tieren. Signifikante Abweichung von Hardy-Weinberg ($p < 0.05$) sind dadurch gekennzeichnet, daß der Koeffizient $|F\sqrt{N}| > 2$ ist. Für den Locus PGM (maximal fünf Allele) wurde zur Berechnung des Koeffizienten das zweithäufigste Allel mit den seltenen gepoolt.

Bei allen getesteten Populationen wurden an allen drei Loci häufig statistisch signifikante Abweichungen von der Hardy-Weinberg-Erwartung gefunden (Tab. 3.3.5 – 3.3.7; s.u.). Der Prozentsatz aller signifikanten Abweichungen betrug im Brunnsee bezogen auf alle Daten 26.7%, im Seeleitensee 21.2% und im Hartsee 25%. Das heißt er ist in allen Seen in etwa gleich und beträgt im Mittel 24.2%. Während am GPI-Locus (Brunnsee und Seeleitensee) am häufigsten Abweichungen gefunden wurden (im Mittel in 31.3% der Fälle), war am GOT-1 bzw. PGM-Locus die Häufigkeit der Abweichungen in etwa gleich (im Mittel in ca. 20% der Fälle). Auch im Frühjahr bis Frühsommer, d.h. in der Zeitphase, in der man erwarten konnte, daß die Tiere aus befruchteten Dauereiern schlüpfen, wurden Abweichungen gefunden. Das kann als Indiz dafür gewertet werden, daß es keine ausgeprägten Phasen gibt, in denen Daphnien mehr oder weniger synchron aus Dauereiern schlüpfen. Bei Panmixie würde man sonst einen Schub in Richtung Hardy-Weinberg-Proportionen erwarten. Abweichungen wurden in den Monaten April bis September signifikant häufiger als in den Wintermonaten (Oktober bis März) beobachtet (Kolmogorov-Smirnov-Test: $s = 1.95$, $p = 0.001$). Die Populationen von *D. hyalina* waren also im Sommer innerhalb des gleichen Sees deshalb vermutlich nicht panmiktisch. Falls man doch Panmixie annehmen wollte, müßten äußerst drastische Selektionseinflüsse geherrscht haben, um die gefundenen Abweichungen von Hardy-Weinberg zu erklären.

Berechnet man über alle Loci den Anteil negativer Werte an allen signifikanten Abweichungen, so sind dies im Brunnsee 63%, im Seeleitensee 71% und im Hartsee, 51% der Fälle. Über alle drei Seen gemittelt also in ca. 63% der Fälle. Das gleiche Ergebnis (62%) erhält man, wenn man nur einen Vorzeichentest macht, also nicht nur signifikante Abweichungen betrachtet. Das bedeutet, daß bei *D. hyalina* im Mittel Homozygotenüberschuß nur wenig seltener als Heterozygotenüberschuß gefunden wurde, wobei im Seeleitensee ein Heterozygotenüberschuß deutlicher war.

3.2.3.5 Kopplungsungleichgewicht

Eine weitere Möglichkeit, um einen Eindruck über das Ausmaß an Sexualität zu erhalten, ist das Kopplungsungleichgewicht zwischen zwei Loci abzuschätzen. Es gibt an, in welchem Umfang die Genhäufigkeiten an zwei Loci nicht zufällig assoziiert sind. Kopplungsungleichgewicht bedeutet dabei in allen Tiergruppen nicht notwendigerweise, daß die Loci

auf einem Chromosom liegen müssen. Findet man Kopplungsungleichgewicht, so können mehrere Faktoren dafür verantwortlich sein: In einer endlichen Population können Gametenhäufigkeiten rein zufällig von Generation zu Generation durch Drift fluktuieren, auch ohne Einfluß von Selektion. Drift spielt eine Rolle, wenn die effektive Populationsgröße sehr klein ist. Andere Ursachen können neben Migration vor allem Selektionsprozesse sein. Selektion kann bestimmte Allelkombinationen begünstigen, die dann in den Populationen eine große Häufigkeit erreichen. Es können auch neutrale Gene an „selektierte“ Gene gekoppelt sein, so daß durch enge chromosomale Nachbarschaft die neutralen Gene mitselektiert werden (hitchhiking). Auch sexuelle Selektion kann von Bedeutung sein, wenn die Paarung nicht zufällig ist.

Der wichtigste Gegenspieler vom Kopplungsungleichgewicht ist die bisexuelle Vermehrung. In einer großen sich zufällig paarenden Population ohne Selektion sollte sich ein eventuell einmal entstandenes Ungleichgewicht mit jeder Generation durch crossing over dem Grenzwert Null nähern. Dieser Prozeß dauert jedoch u. U. sehr lange, so daß ein Ungleichgewicht lange Zeit in einer Population aufrechterhalten bleiben kann, wenn es auch stetig abnimmt. Fehlt bisexuelle Vermehrung ganz, oder ist sie relativ zur parthenogenetischen Vermehrung wie im Fall von *D. hyalina* selten, dann bleibt ein einmal zufällig oder auch durch Selektion entstandenes Kopplungsungleichgewicht mangels Rekombination noch länger bestehen.

In natürlichen Populationen konnte bisher äußerst selten signifikantes Kopplungsungleichgewicht nachgewiesen werden. Dazu werden drei Gründe angeführt (Brown 1975): a) der statistische Test ist zu schlecht; b) die betrachteten Elektromorphen sind bereits eine Summe von Allelen, dadurch verliert der Test an Aussagekraft; c) Populationsstichproben, die man untersucht, sind zu klein als daß ein geringfügiges Ungleichgewicht nachweisbar wäre.

Zwischen jeweils zwei der drei getesteten Loci wurde mit dem Maß nach Burrows (Weir & Cockerham 1979), das auch dann anwendbar ist, wenn keine Zufallspaarung besteht, diese Teststatistik berechnet. Dazu wurde am PGM-Locus (5 Allele) das zweithäufigste Allel mit den selteneren Allelen gepoolt. Signifikantests wurden mit dem χ^2 -Test mit einem Freiheitsgrad (Weir 1979) berechnet. Werte über 3.84 sind auf dem 5% Niveau signifikant. Das Kopplungsungleichgewicht wurde in allen drei Seen an jeweils beiden Probestellen geschätzt.

Tab. 3.3.5 Kopplungsungleichgewicht und Vergleich mit Hardy-Weinberg-Proportionen bei *D. hyalina* im Brunnsee. N: Stichprobengröße; $\chi^2_{[1]}$: Signifikanztest mit einem Freiheitsgrad; GPI×GOT-1; GPI×PGM; GOT-1×PGM: Locuskombinationen; $F\sqrt{N}$: Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen; *: $p < 0.05$

GPI×GOT-1			GPI×PGM		GOT-1×PGM		$F\sqrt{N}$		
N	$\chi^2_{[1]}$		N	$\chi^2_{[1]}$	N	$\chi^2_{[1]}$	GPI	GOT-1	PGM
Stelle 1									
6/83	28	0.12	—	—	—	—	-3.44*	-3.83*	—
7/83	104	3.27	134	0.64	104	2.70	-2.78*	3.05*	-1.07
9/83	171	3.39	192	1.51	171	1.45	-4.01*	1.51	-1.13
10/83	161	4.96*	171	0.26	161	19.55*	-2.64*	1.30	-2.48*
11/83	111	18.83*	114	0.06	110	13.65*	-1.59	0.42	-2.20*
12/83	68	3.00	73	0.27	68	4.37*	-0.43	1.14	-1.91
13/83	75	17.10*	75	0.55	75	5.65*	0.17	0.52	-0.37
2/84	111	20.97*	116	5.11*	111	1.69	-1.26	2.05*	-3.73*
4/84	115	14.32*	115	0.94	114	0.08	-3.19*	-1.20	-2.79*
5/84	108	9.53*	112	9.56*	108	3.56	-3.30*	-2.72*	-0.99
6/84	143	10.46*	143	20.91*	143	2.04	-3.19*	-1.64	-0.67
7/84	76	4.63*	76	0.09	76	2.88	0.15	0.11	-1.98
8/84	142	19.21*	139	6.07*	138	1.39	-0.21	-1.87	-1.40
9/84	65	11.89*	66	9.89*	65	0.06	-0.29	0.15	-0.05
10/84	141	6.44*	145	2.10	140	0.00	-0.20	-1.84	0.14
11/84	142	12.90*	144	5.93*	141	0.30	-1.42	2.52*	-0.84
4/85	139	10.67*	136	0.34	134	3.45	-0.74	-0.60	-1.66
5/85	102	16.65*	102	0.52	101	0.05	-1.29	-0.86	-0.74
6/85	84	2.68	82	2.76	82	3.49	-1.48	0.04	0.55
7/85	189	1.43	192	13.65*	188	0.02	-1.34	-1.22	3.06*
Stelle 2									
10/83	175	12.26*	182	11.53*	175	0.84	-2.15*	2.17*	-0.96
12/83	67	2.22	72	19.72*	66	16.51*	2.55*	3.89*	-1.43
1/84	74	9.49*	75	0.42*	74	0.45	1.19	1.55	-2.05*
4/84	110	8.30*	110	0.45	110	1.66	-3.17*	-0.76	-0.59
6/84	73	2.46	72	0.54	73	0.81	-3.41*	-1.82	-1.77
7/84	76	2.34	76	1.16	76	4.43*	-1.42	-0.52	0.15
8/84	145	32.26*	144	2.73	143	0.24	-2.03*	0.24	-1.28
9/84	180	27.77*	184	0.17	178	0.81	-1.19	0.04	-1.28
10/84	141	16.87*	146	0.21	139	0.16	-0.66	0.65	-0.98
11/84	109	7.29*	108	1.79	106	4.36*	1.43	-2.01*	-0.72
4/85	127	1.56	113	3.38	117	3.53	-0.58	-0.25	-0.34
5/85	92	10.04*	93	3.83	92	7.21*	1.04	1.15	1.92
6/85	73	12.32*	73	4.09*	73	0.00	-1.20	0.46	0.58
7/85	75	6.67*	76	0.11	75	0.14	-1.88	-0.89	2.80*

Tab. 3.3.6 Kopplungsungleichgewicht und Vergleich mit Hardy-Weinberg-Proportionen bei *D. hyalina* im Seeleitensee. N: Stichprobengröße; $\chi^2_{[1]}$: Signifikanztest mit einem Freiheitsgrad; GPI×GOT-1, GPI×PGM, GOT-1×PGM: Locuskombinationen; $F\sqrt{N}$: Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen; *: $p < 0.05$

GPI×GOT-1			GPI×PGM		GOT-1×PGM		F√N		
	N	χ ² _[1]	N	χ ² _[1]	N	χ ² _[1]	GPI	GOT-1	PGM
Stelle 1									
7/83	118	0.00	126	0.01	120	4.86*	-0.93	3.03*	2.83*
9/83	211	2.62	213	0.07	211	0.41	-1.22	0.68	-1.56
10/83	42	0.75	67	0.25	42	8.33*	0.60	-0.32	1.27
11/83	91	0.00	100	0.94	91	8.60*	-0.40	-0.45	1.88
12/83	145	0.34	147	0.32	145	4.50*	-1.02	-0.32	0.48
1/84	110	0.10	111	2.06	110	6.11*	-0.35	-0.61	-1.22
2/84	88	0.36	89	1.26	88	2.35	-1.51	0.42	0.36
4/84	112	0.03	113	2.59	112	10.42*	0.08	-0.02	1.59
5/84	143	0.05	145	13.99*	143	4.25*	-2.43*	-0.47	0.01
6/84	146	0.81	147	0.27	146	1.41	-4.14*	-2.46*	1.43
7/84	217	2.66	217	0.66	218	1.87	-1.64	-2.29*	3.49*
8/84	109	0.01	106	1.28	106	0.79	-2.21*	-1.17	-1.03
9/84	145	4.51*	145	1.18	145	0.20	1.08	-1.72	-0.86
10/84	148	0.05	148	1.08	148	0.77	0.11	-1.47	-0.13
11/84	73	1.66	74	0.41	73	0.51	-1.95	-1.41	0.57
4/85	150	1.99	150	0.53	150	0.76	0.68	-1.12	-1.79
5/85	110	0.29	110	2.16	110	0.01	0.23	-0.36	-1.05
6/85	109	0.43	113	0.35	112	3.92*	-0.94	-1.58	4.35*
7/85	109	1.15	110	0.08	109	0.05	-2.22*	1.49	2.79*
Stelle 2									
10/83	68	0.03	94	0.00	68	4.67*	0.67	-0.52	0.93
11/83	94	0.38	109	0.00	95	11.77*	0.10	-1.57	1.26
4/84	143	0.76	143	0.20	144	0.52	-1.18	-1.59	0.84
5/84	144	0.97	146	0.01	141	8.35*	-1.99	-1.80	1.34
6/84	74	1.02	74	1.09	74	5.32*	-3.44*	-2.77*	-0.69
7/84	155	0.29	156	5.88*	155	0.01	-2.03*	-2.86*	3.94*
8/84	141	1.97	147	1.35	140	0.42	-5.69*	-4.36*	0.46
9/84	138	0.22	139	0.67	138	0.16	0.28	-0.53	-0.74
10/84	141	0.44	144	0.68	141	0.72	-1.85	-0.28	0.60
11/84	221	0.43	219	9.22*	219	0.03	-2.43*	-3.00*	1.52
4/85	76	2.37	76	0.53	76	1.31	0.05	-1.21	-1.80
5/85	106	1.12	106	5.42*	106	0.88	1.60	-1.76	0.17
6/85	158	3.45	158	0.02	188	13.65*	0.27	0.30	1.07
7/85	113	0.38	114	4.59*	113	0.32	-2.88*	-1.23	0.40

Tab. 3.3.7 Kopplungsungleichgewicht und Vergleich mit Hardy-Weinberg-Proportionen bei *D. hyalina* im Hartsee. N: Stichprobengröße; $\chi^2_{[1]}$: Signifikanztest mit einem Freiheitsgrad; GOT-1×PGM: Locuskombination; $F\sqrt{N}$: Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen; *: $p < 0.05$

GOT-1×PGM			$F\sqrt{N}$	
	N	$\chi^2_{[1]}$	GOT-1	PGM
Stelle 1				
10/83	96	1.97	0.50	0.62
11/83	133	0.95	0.60	-2.83*
1/84	103	0.08	1.00	-3.11*
2/84	85	39.29*	1.71	-1.05
4/84	98	1.53	-0.71	-0.98
5/84	139	2.21	1.00	-0.78
6/84	110	20.70*	2.59*	2.95*
7/84	107	6.65*	-0.05	-1.45
8/84	140	5.68*	2.13*	-2.51*
9/84	84	0.16	1.03	-2.09*
10/84	225	5.66*	3.86*	-2.35*
11/84	169	6.37*	-0.08	-1.77
4/85	62	0.40	-2.89*	-1.61
5/85	79	1.97	-1.51	2.30*
6/85	145	0.08	-1.16	-1.29
7/85	169	21.02*	-3.07*	3.79*
Stelle 2				
10/83	15	0.03	0.93	-2.37*
11/83	60	3.08	1.79	1.15
4/84	79	0.07	0.25	0.79
5/84	95	1.55	0.20	-0.87
6/84	138	5.10*	0.03	-0.98
7/84	189	5.10*	-0.07	-0.57
8/84	142	3.85*	0.80	-2.51*
9/84	73	3.33	1.75	1.88
10/84	104	4.66*	0.48	-1.73
11/84	218	17.92*	-0.24	-1.89
4/85	48	0.12	-1.75	-0.57
5/85	138	0.14	0.00	-0.59
6/85	149	1.81	-0.50	-1.83
7/85	130	24.11*	0.25	1.90

Unabhängig davon, ob die Populationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht waren, bestand im Mittel in ca. 35% der Fälle ein Kopplungsungleichgewicht (Tab. 3.3.5 bis Tab. 3.3.7): Im Hartsee in ca. 44% (Stelle 1) bzw. 43% (Stelle 2) der Fälle, im Brunnsee in 43% (Stelle 1 und Stelle 2), und im Seeleitensee in 18% (Stelle 1) bzw. 21% (Stelle 2) der Fälle. Im Hartsee bestand Kopplungsungleichgewicht zwischen den beiden polymorphen Loci GOT-1 und PGM, im Seeleitensee war ein Ungleichgewicht zwischen den Loci GOT-1 und PGM häufiger als zwischen den Loci GPI und PGM. Am seltensten war dieses Phänomen im Seeleitensee zwischen den Loci GPI und GOT-1 zu finden.

Auffallend ist die Situation im Brunnsee. Dort nämlich wurde an beiden Stellen im See zwischen den Loci GPI und GOT-1 in ca. 70% der Fälle ein Kopplungsungleichgewicht gefunden, während es zwischen den übrigen Locus-Kombinationen (GPI×PGM: 33%, GOT-1×PGM: 24%) seltener war. Das hohe Ungleichgewicht zwischen zwei Loci steht im Einklang damit, daß in diesem See Sexualität extrem selten war. Die Population im Seeleitensee unterscheidet sich von denen der anderen Seen vor allem dadurch, daß Kopplungsungleichgewicht wesentlich seltener gefunden wurde. Möglicherweise ist der verantwortliche Faktor dafür, daß gerade in diesem See Sexualität häufiger als in den anderen Seen war. Betrachtet man alle Populationen aus allen drei Seen zusammen, so war ein Kopplungsungleichgewicht am häufigsten zwischen den Locuskombinationen GPI×GOT-1, an zweiter Stelle zwischen GOT-1×PGM und am seltensten zwischen GPI×PGM zu finden. Kopplungsungleichgewicht bedeutet hier wie in allen Tiergruppen nicht notwendigerweise, daß die Loci auf einem Chromosom liegen müssen. Allein durch den Nachweis von Kopplungsungleichgewicht kann natürlich nicht im Einzelnen entschieden werden, welche der potentiellen Einflußgrößen (s.o.) wirksam waren. Plausibel sind immer mehrere.

Zusammenfassend läßt sich festhalten: In allen drei Seen war das Ausmaß an Sexualität gering. So betrug der Prozentsatz an Weibchen mit Ephippien (besogen auf adulte *hyalina*-Weibchen) im Mittel im Hartsee ca. 1%, im Seeleitensee etwa 0.4% und im Brunnsee ca. 0.1%. Der Prozentsatz der Männchen lag (bei gleicher Bezugsgröße) höher: in allen drei Seen etwa bei 2–3%. Der Vergleich der Kontaktindizes zeigte, daß das Ausmaß an Sexualität im Seeleitensee etwa 100-fach über dem im Brunnsee, bzw. im Mittel ca. 6-fach über dem im Hartsee lag.

Männchen und Ephippienweibchen wurden in den drei Seen zu unterschiedlichen Zeitpunkten gefunden. Im Hartsee kamen beide Geschlechtspartner in den Herbstmonaten am häufigsten vor, im Seeleitensee dagegen in den Sommer- bzw. Spätsommermonaten. Im Brunnsee war zwar die Häufigkeit der Männchen ebenfalls im Herbst am größten. Synchron kamen die Geschlechtspartner in diesem See jedoch ohne jahreszeitliche Regelmäßigkeit vor. Sporadisch kamen Männchen oder Eph.-Weibchen in allen drei Seen das ganze Jahr über vor. Im Hartsee kamen Geschlechtspartner verschiedener taxonomischer Gruppen zum gleichen

Zeitpunkt vor. Die interspezifischen Kontaktindizes lagen dabei in einem ähnlichen Wertebereich wie die intraspezifischen Schätzwerte. Die Grundvoraussetzung für Hybridisierung zwischen koexistierenden Gruppen war also gegeben.

Die Induktion von Ephippienweibchen war im Brunn- und Seeleitensee klonsspezifisch. Männchen wurden dagegen stets proportional zur Klonhäufigkeit der zeitgleich vorkommenden parthenogenetischen Weibchen erzeugt.

Es wurden keine Indizien dafür gefunden, daß viele biparental erzeugte Tiere synchron aus Dauereiern im Frühling oder Frühsommer schlüpfen, da auch zu diesen Zeitpunkten, etwa genauso häufig wie sonst im Jahr, Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen gefunden wurden.

Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen waren über drei Loci gemittelt in allen drei Seen etwa gleich und wurden im Schnitt in etwa 24% der Fälle gefunden. Dabei war ein Überschuß an Heterozygoten im Mittel nur wenig häufiger (in ca. 63% der Fälle) als ein Homozygotenüberschuß gefunden worden, allerdings gab es seesspezifische Unterschiede.

Kopplungsungleichgewichte zwischen zwei Loci waren im Brunnsee am häufigsten. Dort wurde in ca. 70% der Fälle zwischen den Loci GPI und GOT-1 ein Ungleichgewicht gefunden. Im Seeleitensee wurde es am seltensten, nämlich nur in ca. 20% der Fälle gefunden. Über alle Populationen und Locuskombinationen konnte es im Mittel in ca. 35% der Fälle nachgewiesen werden. Dabei bestand kein Zusammenhang zwischen Kopplungsungleichgewicht und Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen.

3.3.3 Diskussion

In allen drei Seen war das Ausmaß an Sexualität im Untersuchungszeitraum gering. Der Prozentsatz an Weibchen mit Ephippien betrug im Verhältnis zu zeitgleich vorkommenden Weibchen im Mittel maximal 1%. Der Prozentsatz der Männchen lag bei gleicher Besuchsgröße etwas höher mit ca. 2–3%. Der Vergleich von Kontaktindizes zeigte, daß im Brunnsee der Umfang an Sexualität am kleinsten und im Seeleitensee vermutlich am größten war. Im Hartsee ist der Index innerartlich wahrscheinlich etwas zu hoch geschätzt, da *D. hyalina*-Männchen morphologisch nicht sicher von Männchen koexistierender Gruppen abgegrenzt werden konnten. Beim Abschätzen des Anteils der *hyalina*-Männchen aus elektrophoretisch untersuchten Tieren, konnten zwar sicher Männchen der Hybridengruppe Dg_1 durch charakteristische Genotypen abgetrennt werden (s. Pkt. 3.1.2.3 und 3.1.2.4), von den restlichen Genotypkombinationen her könnten jedoch in manchen Fällen auch Männchen der koexistierenden Dg_2 und *D. longispina*-Gruppen integriert sein. Jedoch dürfte deren Anteil nur sehr klein sein, da auch die Sammelgruppe Dg_2 und *D. longispina* ($Dl1 + Dl2$) im gesamten Zeitraum eine geringe relative Abundanz hatte. Denkbar ist, daß der Kontaktindex der Geschlechter generell zu niedrig geschätzt wurde: die Zeitspanne in der Ephippien

produziert wurden, könnte in die Phase zwischen zwei Fängen gefallen sein. In diesem Fall würden im nächsten Fang zwar noch Tiere mit Ehippien gefunden, jedoch hätte dann die Häufigkeit der Männchen möglicherweise schon extrem abgenommen. Dieses Problem sollte jedoch für jeden der drei Seen in gleicher Weise zutreffen, d.h. der Index ist in dieser Hinsicht vergleichbar. Die tatsächlichen Kontakthäufigkeiten beider Geschlechtspartner hängen (neben Alter, Bewegung, Größe der Tiere und der Zeit) möglicherweise auch von der aktiven Suche ab, wie die auffallend großen Komplexaugen der Männchen vermuten lassen.

In allen drei Seen wurden bei der *D. hyalina*-Gruppe nahezu alle zu erwartenden Genotypen gefunden. Gemeinsam mit dem Ergebnis, daß beide Geschlechtspartner zumindestens in zwei Seen in ausreichender Häufigkeit vorkamen, sodaß es regelmäßig zu Rekombination kommen konnte, zeigt dies, daß der Umfang an Sexualität zwar klein sein kann, jedoch auch dann genügend groß ist, daß kein Klon auf Dauer durch Selektion aus einem See eliminiert wird. Erstaunlich ist die Situation im Brunnsee, in dem bisexuelle Prozesse zwar eindeutig am seltensten, aber trotzdem die klonale Diversität am größten waren.

Männchen und Eph.-Weibchen wurden bei den als *D. hyalina* angesprochenen Gruppen zu unterschiedlichen Zeiten gefunden. Im Hartsee kamen sie gemeinsam vorwiegend in den Herbstmonaten, im Seeleitensee in den Sommermonaten bzw. im Spätsommer vor. Im Brunnsee war zwar die Häufigkeit von Männchen ebenfalls im Herbst am größten, synchron kamen beide Geschlechtspartner jedoch ohne jahreszeitliche Regelmäßigkeit in den Proben vor. In der Literatur wird im allgemeinen die Hauptphase sexueller Vermehrung bei *D. hyalina* für den Herbst beschrieben (Flößner 1972; Wolf 1987a). Gleiches gilt für die Art *D. galeata* (Flößner 1972; Mort & Wolf 1986). Es war in keinem Fall eine Gesetzmäßigkeit in der zeitlichen Aufeinanderfolge von Männchen- und Ehippienbildung zu erkennen.

Aufgrund der zeitlichen Synchronität von Geschlechtspartnern taxonomisch verschiedene Gruppen sind zumindest im Hartsee Kontakte zwischen Männchen und Eph.-Weibchen der verschiedenen dort koexistierenden Daphniengruppen anzunehmen. Die Wahrscheinlichkeit, daß sich Geschlechtspartner einer Artengruppe paaren ist im Hartsee etwa gleich der, mit der sich Männchen und Eph.-Weibchen aus verschiedenen Gruppen begegnen, vorausgesetzt, es gibt keine Paarungspräferenzen von Partnern aus der gleichen Gruppe. Dies unterscheidet die Situation im Hartsee von der in den Seen Norddeutschlands. Dort wurden selten Männchen bzw. Eph.-Weibchen verschiedener Arten gleichzeitig gefunden, die dann jeweils für eine der beiden Arten (*D. galeata* bzw. *D. hyalina*) in sehr niedrigen Abundanzan vorkamen (Mort & Wolf 1986).

Die Kapazität zur Bildung von Ehippien bzw. die Empfindlichkeit gegenüber den diversen indusierenden Umweltfaktoren könnte bei einzelnen Klonen verschieden sein. So könnten unterschiedliche Klone mit unterschiedlicher Häufigkeit bzw. zeitlich verschoben, Ehippien produzieren, wie dies im Hartsee bzw. Seeleitensee beobachtet wurde. Dies stimmt mit der

Situation bei litoralen Arten überein. Auch dort wurden Unterschiede in den Klonfrequenzen zwischen Weibchen mit und ohne Ephippien und zudem klonale Unterschiede in der Männchenproduktion gefunden. (Hebert 1974c; Lynch 1983; Korpelainen 1986a, 1987). Es lassen sich jedoch keine Indisizien dafür finden, daß nur ganz bestimmte Klone in der Lage sind Ephippien zu bilden, wie es bei Hebert und Ward (1976) beschrieben wird. Bei der Männchenproduktion wurde keine Klongruppenspezifität gefunden.

Es wurden keine Evidenzen dafür gefunden, daß zu bestimmten Zeitpunkten gehäuft biparental erzeugte Tiere aus Dauereiern schlüpfen. Zum einen gab es keine zeitliche Regelmäßigkeit bei Übereinstimmung mit Hardy-Weinberg-Proportionen und zum anderen wurde kein Rhythmus in der klonalen Diversität gefunden. Möglicherweise ist der Schlüpfefolg aus Dauereiern gering, oder aber es schlüpfen stetig nur ganz wenige Tiere, so daß neue Genotypen sehr selten sind und deshalb auch nur selten gefunden werden.

Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen waren über alle drei Loci gemittelt in allen Populationen in etwa gleich häufig. In ca. 24% der Fälle wurde eine Abweichung gefunden. Auffallend ist, daß in allen betrachteten Populationen, Abweichungen bzw. Übereinstimmung mit Hardy-Weinberg-Proportionen, an den einzelnen Loci sehr oft unsynchron sind. Das muß man damit interpretieren, daß generell die Voraussetzungen für Hardy-Weinberg-Verhältnisse äußerst selten erfüllt sind. Falls nämlich eine Population aufgrund von Panmixie in Hardy-Weinberg ist, sollte man erwarten, daß dies zu diesen Zeitpunkten für alle betrachteten Loci gilt. Abweichungen von Hardy-Weinberg waren in den Sommermonaten häufiger als im Winter. Dies könnte damit begründet werden, daß im Sommer sowohl starke Selektionseinflüsse herrschten als auch Sexualität sehr selten war.

Im Einklang mit dem geschätzten Ausmaß an Sexualität war im Brunnsee, in dem Sexualität am seltensten war, Kopplungsungleichgewicht zwischen einer Locuskombination ($GPI \times GOT-1$) am häufigsten, nämlich in 70% der Fälle. Im Seeleitensee dagegen, in dem das Ausmaß an Sexualität am größten war, wurde entsprechend am seltensten ein Kopplungsungleichgewicht gefunden (im Mittel in 20% der Fälle). Über alle Populationen gemittelt bestand in ca. 35% der Fälle ein Kopplungsungleichgewicht. Lange parthenogenetische Phasen, wie sie beispielsweise bei *D. hyalina* im Brunnsee beobachtet wurden, führen dazu, daß nicht zufällige Assoziationen zwischen zwei Loci lange beibehalten werden. Diese Assoziationen könnten beispielsweise durch Selektion zugunsten bestimmter Klone entstanden sein. In der Population im Seeleitensee scheint periodisch wiederkehrende Sexualität auszureichen, daß solche Assoziationen eher wieder beseitigt werden.

Eine Assoziation zwischen Loci wurde bei *D. cucullata* in einem anderen Seengebiet nie beobachtet, trotz seltener biparentaler Phasen (Wolf 1985). Bei der litoralen Art *D. magna*, mit regelmäßiger Sexualität, ist Kopplungsungleichgewicht ebenfalls sehr selten (Korpelainen 1986c). Evidenzen für nicht zufällige Assoziation zwischen verschiedenen Loci wurde

dagegen bei *D. pulex* in Kanada beobachtet, die sich obligat parthenogenetisch vermehrte (Hebert & Crease 1983).

Besonders wenn sich Populationen über mehrere Jahre hinweg rein parthenogenetisch vermehren, mehren sich die Abweichungen von Hardy-Weinberg und ein Kopplungsungleichgewicht zwischen Loci nimmt zu (Hebert 1974 b, d; Young 1979 a, b). Jedoch ist auch bei regelmäßiger Sexualität Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen möglich, wenn starke Selektionsprozesse beteiligt sind. Die Ergebnisse sprechen jedoch insgesamt dafür, daß Sexualität bei Populationen von *D. hyalina* im Verhältnis zu parthenogentischer Vermehrung nur eine geringe Rolle gespielt hat. Häufige Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen sowie Kopplungsungleichgewicht zwischen einzelnen Loci bei allen untersuchten Populationen zeigt, daß der Beitrag bisexuell erzeugter, im Vergleich zu dem parthenogenetisch erzeugter Nachkommen, zum Aufbau einer Population wesentlich geringer war.

Es wurde auch vermutet, daß bei Populationen, die sich vorwiegend parthenogenetisch vermehren, Heterozygotenvorteil besteht (Hebert & Crease 1983). So fand man bei *D. pulex* in Kanada, die sich obligat parthenogenetisch vermehrte, starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen und einen Überschuß an heterozygoten Tieren. Während bei *D. galeata* in Norddeutschland nur selten Abweichung von Hardy-Weinberg beobachtet wurde, und dann ebenfalls ein Überschuß an heterozygoten Tieren bestand (Mort & Wolf 1986), wurde bei den Arten *D. cucullata* und *D. longispina* meist ein Überschuß an homozygoten Tieren gefunden (Mort & Wolf 1985; Korpelainen 1986b). Beide Arten der Abweichung wurden während parthenogenetischer Phasen auch bei *D. magna*, die stets eine für alle Individuen obligate Sexualphase einschaltet, aus verschiedenen Gebieten berichtet (Hebert 1974a, b; Young 1979a, b: Heterozygotenüberschuß, Korpelainen 1986b, c: Überschuß an Homozygoten). Dies stimmt mit der Situation bei der hier betrachteten Daphniengruppe *D. hyalina* überein, in der Heterozygotenüberschuß im Mittel nur wenig häufiger (63%) als Homozygotenüberschuß beobachtet wurde. Trotz überwiegend parthenogenetischer Vermehrung lassen die Werte nicht auf deutlichen Heterozygotenvorteil schließen.

4. Gesamtdiskussion

Angesichts der biologischen Gegebenheiten (permanente klonale Vermehrung, die gelegentlich von bisexuellen Phasen überlagert ist; Bastardisierungen; örtlich unterschiedliche Selektionsbedingungen; Ausbreitung über befruchtete und unbefruchtete Stadien) erscheint es fraglich, ob die gängige Vorstellung der Einteilung in Arten, mit deutlichen Diskontinua zwischen den Gruppen, bei Daphnien realistisch ist. Die Eigenständigkeit hybridogener Gruppen wird durch den Vermehrungstyp der Cladoceren großer Seen begünstigt. Selbst Hybride, die sich bisexuell nicht fortpflanzen können, haben so die Chance, sich klonal zu vermehren und mit den Elternarten in Konkurrenz zu treten. Es ist sogar erwiesen, daß die normalerweise auf Befruchtung angewiesenen Dauereier bei einigen Rassen oder Arten apomiktisch entstehen können (Schrader 1925; Banta 1939; Zaffagnini & Sabelli 1972; Hebert & Crease 1983). Das würde bedeuten, daß auch rein klonale Gruppen über Dauerstadien ungünstige Umweltbedingungen eigenständig überbrücken und neue Biotope besiedeln könnten.

Introgression und Hybridisierung sind insbesondere dann begünstigt, wenn ursprünglich isolierte jedoch sehr ähnliche Arten, durch Biotopveränderungen (z.B. nach der Eiszeit) wieder aufeinandertreffen. Das viele Seen umfassende Toteis-Seengebiet um Seoon ist nach dem Zurückweichen der Gletscher der Würmeiszeit vor ca. 10 000 Jahren entstanden und bietet gute Voraussetzung für solche Prozesse.

Taxonomie

Bei der als *D. hyalina* bezeichneten Daphniengruppe im Untersuchungsgebiet handelt es sich vermutlich um einen (morphologischen, entsprechend Flößner 1972 definierten) taxonomischen Komplex, wobei innerhalb der Seengebiete um Seoon bzw. Eggstätt, die genetischen Abstände zwischen lokalen Populationen ausreichend klein sind, um eine gemeinsame Artsuordnung zu rechtfertigen. Die maximalen Werte für genetischen Abstand zwischen Populationen aus beiden Seengebieten lagen bei $D = 0.35$ (3 Loci) bzw. 0.13 (22 Loci). Dies sind Werte, die durchaus als akzeptabel gelten Populationen gemeinsam einer Art zuzuordnen, bei der es keine morphologischen Schwierigkeiten gibt (z.B. *D. cucullata*). Enge Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb dieser Gruppe wurden auch durch die Anordnung in der Clusteranalyse deutlich, wobei der Anteil gleicher Allele an 22 Enzymloci entscheidend war.

Die ebenfalls der *hyalina*-Gruppe zugeordneten Populationen aus dem Seeleitensee unterschieden sich dennoch in mehreren Punkten von denen aus den Nachbarseen: Die relativ großen genetischen Abstände der Populationen aus dem Seeleitensee zu den direkt benachbarten *D. hyalina*-Populationen des Brunn- und Klostersees ($D_{max} = 0.15$, 3 Loci) im Vergleich zu den Distanzwerten zwischen den Populationen aus Brunn- und Klostersee

($D = 0.03$, 3 Loci), dazu die Fähigkeit dieser Populationen zu bestimmten Zeitpunkten in den Juvenilstadien Nackensähnchen auszubilden, gemeinsam mit zeitlich gegeneinander verschobenen Sexualphasen in den Sommermonaten, sind möglicherweise Indizien dafür, daß diese Untergruppe den Status einer eigenen taxonomischen Einheit verdient. Beim Auftreten der Sonderformen mit Nackensähnchen macht die gleichseitige Übereinstimmung mit Hardy-Weinberg-Proportionen unwahrscheinlich, daß Arten verwechselt und vermischt wurden und diese Formen womöglich einer anderen Art angehörten, die im Herbst ihr Abundanzmaximum hatte. Diese morphologischen Ausbildungen könnten vielmehr ein Beispiel für eine besondere phänotypische Plastizität in dieser Population sein. (vgl. Lee 1984).

Aufgrund aller Evidenzen muß die Formengruppe aus dem Seeleitensee auf alle Fälle eher in die *D. hyalina*-Gruppe gerückt werden, als etwa in die Art *D. rosea*, die in Amerika ebenfalls Nackensähnchen ausbilden kann (Brooks 1957), da die genetischen Abstände zwischen *D. hyalina* und *D. rosea* mit ca. $D = 0.4$, die über 22 Loci bestimmt wurden (Populationen stammten jedoch aus verschiedenen Kontinenten! Hebert 1987) wesentlich größer sind, als die in dieser Analyse über drei polymorphe Loci berechneten genetischen Abstände zu Populationen aus unmittelbaren Nachbarseen ($D = 0.15$), die zudem im Vergleich zu einer 22-Loci Analyse etwa um den Faktor 3 zu hoch geschätzt sind.

Die Frage, die der Problematik im *D. hyalina*-Artkomplex übergeordnet ist, wie Taxa abzugrenzen sind, wenn der biologische Artbegriff schwer anwendbar und durch Introgression verwischt ist, soll hier nicht näher diskutiert werden.

Bastardisierungen

Im Hartsee war die Grundvoraussetzung für Hybridisierungen erfüllt, da Männchen und Ephippien-Weibchen der verschiedenen Gruppen zeitlich synchron auftraten. Die relativen Abundansen von Geschlechtspartnern aus verschiedenen Gruppen entsprachen etwa denen aus einer Art und lassen auf eine Kontakthäufigkeit schließen, die wiederholte Bastardbildungen realistisch macht (s. Tab. 3.3.4). Es ist denkbar, daß 1983 und 1984 neue Hybridisierungen mit *D. cucullata* zu der beobachteten Abundanzverschiebung zugunsten der mutmaßlichen Hybridgruppe Dg_1 geführt haben. Im Herbst 83 und 84 kamen nämlich Geschlechtspartner aller Gruppen im Hartsee vor. Die relative Häufigkeit der Hybridgruppe war aber im Verhältnis zu 1985 noch sehr klein. Andererseits ist es natürlich genauso möglich, daß die Anzahl der überwinternden adulten Tiere der Hybridgruppe ausreichten, um den beobachteten Effekt auszulösen. Im Seeleitensee jedenfalls, in dem nie die Art *D. cucullata* gefunden wurde und trotzdem der gleiche Hybridtyp vorkam, reichten die wenigen überwinternden adulten Tiere offensichtlich aus, um im Sommer 85 eine Abundanz von ca. 14% der Gesamtdaphnienpopulation zu erreichen. Auch im Plöner Gebiet scheint Neuhybridisierung ein äußerst seltenes Ereignis zu sein, das in mehreren Seen zeitlich weit zurückliegen muß, da nur noch einer der potentiellen Elternarten gemeinsam mit den je-

weiligen Hybridgruppen vorkam. Männchen und Ephippien-Weibchen der verschiedenen Daphniengruppen kamen dort nicht, oder nur in sehr niedrigen Häufigkeiten gemeinsam vor (Wolf 1987a). Rückkreuzungen wurden im Plöner Raum sehr selten beobachtet. Das steht damit in Einklang, daß bei den Hybridgruppen im Freiland Ephippien extrem selten gefunden wurden. In Laborkultur war es dort bei diesen Formen unmöglich, die Produktion von Ephippien zu induzieren. Gemeinsam mit der deutlichen Korrelation zwischen Allelen am GOT-1-Locus und der Morphologie bei Hybriden bzw. Elternarten wird dies als Hinweis gedeutet (Wolf 1987a), daß Introgression zwischen Daphnienarten so schwach ist, daß „typische“ Arten mit abgegrenzten Merkmalskomplexen erhalten bleiben können. Im Unterschied zur Plöner Situation kamen Ephippien im Seener Raum bei der Hybridgruppe *Dg₁* nicht wesentlich seltener vor, als bei den anderen Formen und es gelang auch in Klonkultur, bei dieser Gruppe Ephippien- und Männchenproduktion auszulösen.

Ungleich zur Situation in einigen norddeutschen Seen (Wolf 1987a) war im Hartsee aus den Abundansen der adulten Weibchen verschiedener Daphniengruppen kein ausgeprägter Jahresrhythmus in der Häufigkeit bestimmter Hybridformen bzw. einzelner Daphnienarten zu erkennen (Abb. 3.3.3 B). Phasen, in denen die *Dg₁*-Hybriden extrem selten waren (s.B. Herbst 1983), wechselten mit langfristiger Verschiebung zugunsten der Hybridengruppe, so daß diese Gruppe am Ende des Untersuchungszeitraum bis zu 50% aller adulten Weibchen ausmachte. Im Wechsel dazu nahm die Abundanz von *D. cucullata* drastisch ab (Abb. 3.3.3 B). Konkurrenz zwischen den verschiedenen koexistierenden „Daphnienarten“ und Hybridgruppen könnte zu langfristigen Abundanzverschiebung zugunsten der *Dg₁*-Hybridengruppe geführt haben. Wenn es einmal zu einer erfolgreichen Hybridisierung gekommen ist, können Hybridgruppen offenbar konkurrenzstark sein. Dies resultiert darin, daß wie in mehreren Seen in Norddeutschland (Wolf 1987a), auch im Seeleitensee neben der Hybridgruppe nur noch eine der mutmaßlichen Elternarten existiert. Besonders die extrem kleinen F_{ST} -Werte (0.076) beim Vergleich von Populationen der Hybridengruppe *Dg₁* aus sechs verschiedenen Seen verdeutlichen, daß sich die Hybridgruppen in den verschiedenen Seen genetisch sehr ähnlich sind, d.h. zu sehr ähnlichen Klongruppen gehören. Das bedeutet aber nicht, daß diese Populationen einen gemeinsamen Ursprung haben müssen. Wenn die Allelspektren der jeweils beteiligten Elternarten in verschiedenen Seen relativ ähnlich sind, so führt dies auch bei mehrmaliger Hybridisierung zu genotypisch ähnlichen Hybridtypen.

Innerhalb der mutmaßlichen Hybridengruppe *Dg₁*, die zum Teil *D. galeata gracilis* Hellich zu entsprechen scheint, unterschied sich die vorgefundene morphologische und genetische Variabilität von der sonst für diese Gruppe beschriebenen. Die *Dg₁*-Gruppe konnte in zwei Untergruppen *Dg₁₁* und *Dg₁₂* genetisch aufgetrennt werden. Dies war jedoch unabhängig vom GOT-1-Locus. Ungleich zur Situation in anderen Gebieten bestand keine Korrelation zwischen dem GOT-1-Genotyp und der Morphologie. In jedem Fall scheint ein Elternteil

D. cucullata zu sein. Ein wesentlicher Faktor, der zur Verkomplizierung führt ist, daß ein potentieller Elternteil der einen Untergruppe von Dg_1 (Dg_{11}), *D. hyalina*, im Seener Gebiet sowohl morphologisch als auch genetisch variabler als in den anderen bisher untersuchten Seengebieten ist. Das führt trivialerweise dazu, daß die entsprechenden Hybridisierungstypen ebenfalls variabler sind. Abgesehen davon sind die übrigen koexistierenden Daphniengruppen, weitere denkbare Hybridisierungspartner von *D. cucullata*. Sie unterscheiden sich dabei sowohl genetisch als auch morphologisch voneinander, obwohl sie heute alle nach den neuesten Kriterien (Flößner & Krauss 1986) dem Artkomplex *D. galeata* zugerechnet werden müßten. Entsprechende Bastardisierungsprozesse könnten zur Untergruppe Dg_{12} in der Dg_1 -Gruppe geführt haben. Insgesamt ist die Situation in beiden Seengebieten (Seon – Plön) hinsichtlich der Dg_1 -Gruppe vermutlich deshalb so verschieden, da die Introgression im Seener Raum zwischen *D. hyalina* und *D. cucullata* bzw. zwischen *D. cucullata* und mehreren „*D. galeata*“-gruppen wesentlich stärker als im Plöner Gebiet ausgeprägt ist.

Es gibt drei mögliche Ursachen, warum es mir ungleich zur Situation in anderen Gebieten nicht gelang, innerhalb der von mir als *D. hyalina* bezeichneten Gruppe, bestimmten morphologischen Phänotypen artspezifische diagnostische Allele zuzuordnen: 1) die modifikatorische morphologische Variation der Art ist hier größer 2) die Introgression ist häufiger und stärker ausgeprägt, so daß es morphologische und genetische Übergänge zwischen den ursprünglich arttypischen Ausgangsformen unmöglich machen, Hybridgruppen mit „hybridentypischen“ Merkmalskomplexen im *D. hyalina*-Artkomplex zu diagnostizieren 3) die Auswahl der Loci ist ungeeignet und deshalb wird kein Zusammenhang zwischen Morphologie und spezifischen Allelen erkennbar. In der *hyalina*-Gruppe im Untersuchungsgebiet scheint die morphologische Variabilität tatsächlich größer als im Plöner Seengebiet, aber auch größer als im Bodensee zu sein, da der dort „arttypische“ GOT-1-MM-Genotyp hier verschieden aussehen kann und morphologisch nicht vom „hybridentypischen“ GOT-1-FM-Genotyp anhand der von Mort und Wolf (1986) beschriebenen Kriterien unterschieden werden kann. Zusammen mit einer dritten GOT-1-Gruppe gehören vielmehr drei GOT-1-Klongruppen gemeinsam einer genetischen und morphologischen Einheit an, wie durch Diskriminanzanalysen und Clusteranalysen deutlich wurde. Da neben dem in anderen Seen diagnostischem GOT-1-Locus die Analyse einer Vielzahl weiterer Loci ebenfalls keine Abtrennung einer eindeutigen Hybridgruppe innerhalb der als *D. hyalina* bezeichneten Gruppe ermöglichte, ist die Situation im Seener Gebiet entweder durch Introgression und Rückkreuzungen genetisch viel komplizierter, oder aber das morphologische Spektrum ist einfach viel größer.

Hebert und Crease (1983) halten es für möglich, daß taxonomische Unsicherheiten bei Daphniengruppen nicht nur mit Introgressionen zwischen nah verwandten Arten zu erklären ist, sondern schlicht damit, daß man apomiktischen Komplexen Artgrenzen aufzupressen versucht. Unter diesem Gesichtspunkt ist es natürlich sehr schwierig, die morphologische

Variation „guter“ Arten von der „echter“ Hybridgruppen zu trennen, solange es nicht gelingt, Hybride bei pelagischen Arten künstlich zu erzeugen. Die vorliegende Arbeit kann in diesem Punkt nur der Anlaß für weitere Untersuchungen sein.

Die Zuordnung von Tieren zum morphologisch definierten *D. galeata*-Artenkomplex (nach Flößner & Kraus 1986) verdeutlicht nach meiner genetischen Analyse, daß im morphologischen Gesamtkomplex, neben den morphologisch und genetisch disjunkten Gruppen *Dg₂* bzw. *Dl₂*, auch Hybridgruppen eingeschlossen sind, wie die hohen Heterozygotie-Werte bei der *Dl₁*-Gruppe vermuten lassen. Auch in anderen systematisch schwierigen Gruppen, z.B. *D. pulex*, wurde bei genetischen Analysen deutlich, daß ein morphologischer Komplex aus verschiedenen Arten bzw. Hybridgruppen zusammengesetzt ist (Hebert & Loaring 1986). Wie auch bei anderen Tiergruppen, z.B. Anuren (Lamb & Avise 1987), können Hybride einer Elternart morphologisch so ähnlich sein, daß sie kaum zu unterscheiden sind. Genetische Analysen liefern dagegen eindeutigen Aufschluß über etwaigen Hybridcharakter. Es sollte deshalb in systematisch problematischen Gruppen darauf verzichtet werden, die Trennung von „homogenen Arten“ und Hybriden nach rein morphologischen Gesichtspunkten, d.h. ohne begleitende genetische Untersuchungen zu vollziehen.

Genotypische Vielfalt und Ökologie

In den drei hauptsächlich untersuchten Seen Brunnsee, Seeleitensee und Hartsee schien eine Beziehung zwischen Seegröße, Trophiegrad, Daphniendichte und Anzahl unterschiedlicher taxonomischer Einheiten zu bestehen. Im größten und stark eutrophen Hartsee, wurden die höchsten Daphniendichten und die größte Anzahl verschiedener taxonomischer Einheiten gefunden. Im oligo-mesotrophen Brunnsee, der von den drei Seen die kleinste Oberfläche hat, kam nur eine Art vor und die Daphniendichte war am kleinsten. Der Seeleitensee nahm eine Zwischenstellung ein, von der Seeoberfläche, der Daphniendichte und der Anzahl koexistierender Gruppen.

Ein beeindruckendes Ergebnis war, daß bei der zufälligen Auswahl von Daphnien aus taxonomisch verschiedenen Gruppen für die Klonkulturen von 119 kultivierten Klonen 110 (92%) an mindestens einem der 22 untersuchten Loci verschieden waren. Bei der Analyse der Freilanddaten stellte sich heraus, das nahezu jeder Klon, der nach Hardy-Weinberg erwartet werden konnte, auch im Untersuchungszeitraum gefunden wurde. Dies entspricht den Befunden bei zwei anderen pelagischen Arten *D. cucullata* und *D. galeata mendotae*, bei denen ebenfalls eine hohe Anzahl verschiedener Klone gefunden wurde (Mort & Wolf 1985). Erstaunlicherweise war im Brunnsee, in dem die Sexualität am seltensten war, die klonale Diversität am größten. Dies verdeutlicht, daß eine hohe Anzahl verschiedener Klone trotz vermutlich langer parthenogenetischer Phasen beibehalten wird. Sporadische biparentale Phasen reichen offenbar aus, die genetische Variabilität zu erhalten und Prozessen wie gerichtete Selektion und Drift entgegenzuwirken. Das Ausmaß genetischer Variabilität

ist vermutlich auch bei rein apomiktischen „Arten“ wesentlich größer, als manche Theoretiker (Maynard Smith 1976) glaubten. Sogar obligat parthenogenetische Arten bestehen vermutlich nicht nur aus einem einzigen Klon, sondern aus hunderten wenn nicht tausenden verschiedenen Klonen (Hebert & Crease 1983).

Klone einer Art sind sich vermutlich ökologisch wesentlich ähnlicher als verschiedene koexistierende Arten. Trotzdem koexistierte in jedem der drei untersuchten Seen eine hohe Anzahl verschiedener Klone. Die Interpretation der Koexistenz von Klonen ist derzeit noch sehr spekulativ. Prinzipiell gibt mindestens drei Gründe: (1) die Klone können ökologisch leicht verschieden sein und unterschiedliche Nischen besiedeln, oder aber (2) die Klone sind mehr oder weniger äquivalent, so daß ein indifferentes Gleichgewicht besteht, bei dem Klone nur durch Zufallsschwankungen eliminiert werden und (3) es besteht eine frequenzabhängige Selektion.

Im Brunnsee in dem nur die Art *D. hyalina* gefunden wurde, war die klonale Diversität am größten, im Hartsee in dem insgesamt sieben genetisch abgrenzbare Gruppen vorkamen, war dagegen die klonale Diversität der gleichen Art am kleinsten. Der Seeleitensee, in dem neben *D. hyalina* nur eine zweite Gruppe (*Dg₁*) vorkam, nahm eine Zwischenstellung ein. Eine Erklärung für diesen Zusammenhang könnte darin liegen, daß im Brunnsee ökologisch leicht verschiedene Klone von *Daphnia hyalina* Nischen besiedelten, die in den anderen Seen von Klonen verschiedener taxonomischer Gruppen eingenommen werden. Dies verleitet zu der Spekulation, daß Nahrungsangebot und intra- bzw. interspezifische Konkurrenz zwischen Klonen die Anzahl der Klone pro taxonomischer Einheit regelt oder zumindest beeinflußt.

Sexualität

Sexualität war im Vergleich zu rein parthenogenetischer Vermehrung ausgesprochen selten. Dies zeigten nicht nur die niedrigen relativen Abundansen von Männchen und Eph.-Weibchen sondern auch häufige Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen und Kopplungsungleichgewicht zwischen zwei Loci. Im Brunnsee, in dem Sexualität am seltensten war, fand ich am häufigsten Abweichung von Hardy-Weinberg-Proportionen und Kopplungsungleichgewicht. Im Seeleitensee, in dem biparentale Phasen ausgeprägter sind, war dementsprechend der umgekehrte Sachverhalt zu finden.

Klone scheinen im Untersuchungsgebiet entsprechend ihrer relativen Abundansen Männchen zu produzieren. Die Häufigkeit mit der Ephippien gebildet wurden, war dagegen im Seeleitensee und Brunnsee klonspezifisch verschieden. Dies könnte darauf beruhen, daß die Induktion von Ephippien für verschiedene Klone zeitlich verschieden erfolgte, oder aber daß manche Klone die Bildung von Ephippien tatsächlich häufiger als andere induzieren (Hebert 1974c; Lynch 1983; Korpelainen 1986a, 1987) Es war jedoch keinesfalls so, daß nur ganz bestimmte Klone überhaupt in der Lage wären, Ephippienbildung zu induzieren (vgl. Hebert & Ward 1976).

Männchen wurden in den Proben wesentlich häufiger als Eph.-Weibchen gefunden. Am krassesten war der Unterschied im Brunnsee. Dabei war in keinem See eine Gesetzmäßigkeit in der Synchronisation oder in der zeitlichen Aufeinanderfolge von Männchen und Ehippienweibchen zu erkennen, eine Kopplung scheint nicht vorhanden.

Man kennt sogar Fälle, wo selbst bei obligater Parthenogenese Männchen produziert werden. Hier könnte Männchenproduktion ein Relikt sein (Hebert & Crease 1983). So sind bei manchen *D. pulex*-Populationen in Kanada zwar die Eier in den Ehippien diploid und isogen mit der Mutter. Man fand aber ab und zu Männchen. Eine Modellvorstellung die dieses Phänomen erklärt ist, daß eine Mutation stattfand, die die Meiose nur in den Weibchen unterdrückt nicht jedoch in den Männchen. Folglich könnten die Männchen die Gene für Asexualität weiter unter diejenigen Weibchen verbreiten, die noch haploide Eier bilden können (Hebert 1978, 1981). Diese Männchen könnten sich mit Weibchen mit diploiden Ehippien paaren; das würde in triploiden Organismen resultieren. Einige meiner Befunde ließen sich ebenfalls in dieser Richtung interpretieren: Bei der mutmaßlichen Dg_1 -Hybridgruppe wurden beim monomeren Enzym PGM manchmal drei Banden gefunden, wobei eine davon sehr schwach war. Die „Laborgaleata“, auch sie ein Klon der Dg_1 -Gruppe, zeigte genau den gleichen Effekt. Über drei Jahre lang wurde dieser Klon in Laborkultur gehalten und diente in den Elektrophoresen als Kontrolle. In jedem Fall fand ich am PGM-Locus das gleiche Bandenmuster. Das impliziert dessen genetische Fixierung. Auch bei den Freilandanalysen war vor allem im Klostersee, aber auch im Obinger See, bei einigen Tieren dieser Gruppe das gleiche Phänomen zu beobachten. Möglicherweise sind manche der Hybriden triploid. Ähnliches fand man beispielsweise bei Oligochäten (Jaenike & Selander 1979).

Ob ein Heterozygotenvorteil bei vorwiegend oder rein parthenogenetischer Vermehrung besteht, ist ein beliebter Diskussionspunkt. Bei *D. hyalina* im Untersuchungsgebiet wurde im Durchschnitt ein Heterozygotenüberschuß (relativ zu Hardy-Weinberg-Erwartung) in etwa gleich häufig wie ein Homozygotenüberschuß gefunden, ähnlich wie auch in verschiedenen anderen Daphniengruppen (Hebert 1974a, b, d; Young 1979a, b; Korpelainen 1986b, c). Das würde gegen einen generellen Heterozygotenvorteil zumindest an den betrachteten Loci sprechen. In einem der drei Seen war ein Heterozygotenüberschuß jedoch deutlicher. Manche Befunde sprechen für einen Heterozygotenvorteil: In obligat apomiktischen Linien beobachtete man starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen mit hohem Überschuß an heterozygoten Tieren (Hebert & Crease 1983). Man vermutet, daß ein Heterozygotenvorteil bestehen muß, weil das vorgefundene Ausmaß an Heterozygotie pro Klon in rein apomiktischen Linien in den zur Diskussion stehenden Zeiträumen schlecht allein durch Mutationsdruck erklärt werden kann (Hebert & Crease 1983). Zum Teil wurden relativ hohe Heterozygotiewerte (ca. 15%, bei 9 bzw. 11 Loci) bei Klonen aus rein oder vorwiegend parthenogenetischen Gruppen gefunden (Hebert and Crease 1983, Wolf 1985). Bei

den von mir untersuchten Klonen von *D. cucullata* und *D. hyalina* waren die Heterozygotiewerte vergleichbar hoch mit 13% bzw. 19% (22 Loci). Bei Arten in ephemeren Gewässern, bei denen Parthenogenese durch obligate biparentale Vermehrung unterbrochen wird, liegen entsprechende Werte wesentlich niedriger: im Mittel bei 3% (16 Loci, Hebert & McWalter 1983, Hebert & Crease 1983). Extrem hohe Heterozygotiewerte (36% – 42%, 22 Loci) bei den mutmaßlichen Hybridgruppen *Dg₁* bzw. *DLI* und deren zum Teil große relative Abundanz lassen vermuten, daß Heterozygotie sicher kein Nachteil sein kann. Dies ist sofern von Interesse, als es gegen eine Bastardisierungsdepression spricht.

Selektion und Austauschprozesse

Die besondere Sexualität der Daphnien ermöglicht nicht nur, daß Hybridgruppen sich klonal vermehren und somit hohe Populationsgrößen erreichen können, sondern auch, daß in lang andauernden parthenogenetischen Phasen Selektionskräfte am gleichen Genotyp verstärkt angreifen können. Besonders in den Sommermonaten fand ich Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen und gerade im Seeleitensee, in dem Sexualität am häufigsten war, waren die Abweichungen am deutlichsten. Dies spricht dafür, daß im Sommer Selektionskräfte stark wirkten. Auch bei *D. magna* wurde ein Zusammenhang zwischen der Jahreszeit und der Abweichung von Hardy-Weinberg beobachtet, der nahelegt, daß in den parthenogenetischen Vermehrungsphasen Selektion stattfindet (Korpelainen 1986c). Selbst in kleinen Teichen mit wesentlich geringeren Populationsgrößen, sind die Populationen im allgemeinen zu groß, als daß seitliche Genfrequenzverschiebungen auf Drift zurückgeführt werden könnten (Hebert & Ward 1976). Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung an verschiedenen Probestellen, die auf lokale Selektionsunterschiede hinweisen fand ich in jedem der drei Seen ebenfalls vorwiegend im Sommer, wenn auch in verschiedenen Seen in unterschiedlichem Ausmaß. Wichtig für solche lokalen Unterschiede innerhalb eines Sees ist vermutlich die Seestruktur: der Seeleitensee hat im Gegensatz zu den anderen beiden Seen zwei relativ deutlich voneinander abgetrennte Buchten (Abb. 2.1) und in diesem See waren auch die lokalen Unterschiede am stärksten ausgeprägt. Lokale Selektionsunterschiede können kaum auf Unterschiede des Nahrungsangebots (Secchi-Sichttiefe als gemessenes Korrelat) oder der Temperatur beruhen, da diese Meßwerte an den verschiedenen Stellen im See jeweils hoch korreliert waren. Eher in Frage kämen lokale Unterschiede hinsichtlich des Räuberdrucks oder chemischer und physikalischer Faktoren, auf die verschiedene Klone unterschiedlich reagieren könnten. Innerhalb jedes Sees sind die lokalen Unterschiede in der klonalen Zusammensetzung der Populationen jedoch nicht lange von Dauer. Die sturmreichen Jahreszeiten scheinen auszureichen, die kurzfristig etablierten lokalen Unterschiede, wieder zu eliminieren.

Es konnte gezeigt werden, daß generell ein Zusammenhang zwischen geographischer Nähe und genetischer Ähnlichkeit besteht. Das deutet darauf hin, daß Austauschprozesse

zwischen Populationen von *D. hyalina* stattfinden (Abb. 3.2.16), da keine geographischen Trends der Seencharakterisierung vorliegen. Indizien für Austausch wurde auch bei den seltener untersuchten Daphniengruppen *D. cucullata* bzw. *Dg₁* gefunden. Generell niedrige F_{ST} -Werte bei allen untersuchten Daphniengruppen zeigen ebenfalls, daß der Genfluß bei pelagischen Daphnien relativ zu Selektionsprozessen wesentlich ausgeprägter als bei litoralen Formen ist (Hebert & Moran 1980; Mort & Wolf 1986; Wolf 1987b). Andererseits können sich eng benachbarte Populationen genetisch relativ stark unterscheiden, so z.B. bei *D. hyalina* die Populationen aus Brunn- und Seeleitensee oder bei *D. cucullata* die Population aus dem Kloster- und Griessee. Seespezifische lokale Selektionsunterschiede sind in diesem Fall vermutlich dafür verantwortlich. Der Seeleitensee ist beispielsweise stark strukturiert und durch hohen Fischbesatz gekennzeichnet, der auch für die lokalen Unterschiede in den Populationsdichten während der Sommermonate verantwortlich gemacht werden könnte. Ein weiteres Indiz für starken Räuberdruck in diesem See ist, daß in jedem Jahr die Populationsgröße der Daphnien nicht nur im Sommer sondern besonders im Herbst stark dezimiert wurde. Die Ausbildung charakteristischer Nackenzähnen bei juvenilen Tieren, die bei anderen Daphnienarten als feindinduzierte Abwehrmechanismen gelten (z.B. Havel 1985), deuten auf hohen Selektionsdruck besonders durch evertbrate Räuber (z.B. *Chaoborus*) im Herbst hin. Hierfür spricht auch, daß im Seeleitensee wesentlich weniger adulte Tiere als in einem der anderen Seen überwinterten.

In keinem der drei Seen wurde ein Zusammenhang zwischen Allelfrequenzen und der Populationsdichte von *D. hyalina* gefunden, der auf Frequenzzyklen bestimmter Klongruppen schließen ließe, die regelmäßig wiederkehrende Fitnessvorteile genießen. Obwohl, wie auch in vergleichbaren Untersuchungen (Hebert 1974c; Young 1979a; Hebert & Ward 1976; Carvalho & Crisp 1987; Jacobs pers. Mitteilung), nie ein Jahresrhythmus in der Häufigkeit von Klongruppen feststellbar war, muß man davon ausgehen, daß die in allen Seen beobachteten kurzfristigen signifikanten Trends der Klonfrequenzverschiebungen auf kurzzeitigen Fitness-Unterschieden zwischen Klonen beruhen, wobei die Selektionskräfte vorderhand unbekannt sind. Dies ist an sich erstaunlich, weil zweifelsohne starke saisonale Selektionsdrucke (Nahrungs- und Predationszyklen) bestehen.

Möglicherweise ist der äußerst geringe Umfang an Sexualität im Brunnsee der Grund, daß gerade in diesem See langfristige Frequenzunterschiede in der klonalen Zusammensetzung der Populationen zu beobachten waren. In diesem See sank der Oberflächenspiegel im Untersuchungszeitraum um ca. einen Meter unter den Normalstand. Gleichzeitig trat ein Cilitat (*Bursaria spec.*; Bick pers. Mitt.) in zunehmenden Dichten auf, der zuvor nie in diesem See in größeren Mengen beobachtet worden war. Denkbar ist, daß irgendein Faktor, der mit diesem Phänomen gekoppelt war, zu den beobachteten Klonfrequenzverschiebungen geführt hat. Im Falle des Brunnsees würde dies bedeuten, daß auf eine Umweltänderung

die evolutive Antwort dieser Tiergruppe sehr rasch erfolgte. Besonders erstaunlich ist, daß ein Zusammenwirken von räumlich und zeitlich verschiedenen Selektionsprozessen im Seeleintensee bzw. Brunnsee schon innerhalb des relativ kurzen Untersuchungszeitraums zu einer meßbaren genetischen Divergenz direkt benachbarter und durch einen Bach verbundenen Populationen geführt hat.

Trotz dieser deutlichen Genotypfrequenzverschiebungen über zwei Jahre hinweg, blieb die genetische Diversität im Brunnsee nahezu konstant und es kam zu keiner größeren genetischen Distanz zwischen zeitlich verschiedenen Populationsstichproben, als zwischen Populationen einer Art zu erwarten sind. Auch die F_{ST} -Werte, die über dem gesamten Untersuchungszeitraum im Bereich von $F_{ST} = 0.041$ liegen, deuten an, daß die Stichproben über die Zeit gesehen zwar heterogener als in den übrigen Seen waren, daß jedoch die Population als Ganzes gesehen genetisch relativ homogen blieb.

Aus der vorliegenden Arbeit wird deutlich, wie stark alle für die genetische Variabilität einer Population wichtigen Parameter miteinander verwoben sind. Besonders eindrucksvoll wird dabei klar, daß der besondere Vermehrungstyp der Daphnien in jeder Hinsicht eine große Bedeutung hat. In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, wo dessen Vor- und Nachteile liegen und wie das Evolutionspotential beeinflusst wird.

Bisexuelle Vermehrung ermöglicht einer Population die Rekombination des genetischen Materials und ist die Ausgangsbasis für adaptive Evolution, indem genetische Flexibilität erhalten wird. Dies erhöht die Überlebenschance bei unvorhergesehenen Umweltveränderungen und in neuen Ausbreitungsgebieten. Parthenogenese andererseits ermöglicht eine schnelle Selektion für bestimmte Genotypen und eine Zunahme von Genotypen mit Genkombinationen, die einen hohen Fitness-Wert besitzen. Oft wurde angeführt, daß ein gravierender Nachteil der Apomixis, nämlich obligate unisexuelle Vermehrung eine Sackgasse der Evolution ist: Bei sich drastisch ändernder Umwelt können vorher gut angepasste Individuen nicht überleben. Es besteht keine Möglichkeit zu phylogenetischer Aufspaltung, da Neukombination von Genen ausgeschlossen ist und positive Mutationen zu selten sind (Maynard Smith 1976). Viele vorwiegend parthenogenetische Gruppen besitzen jedoch hohe Populationsgrößen, sind geographisch weiter verbreitet als ihre obligat bisexuellen Verwandten und besitzen hoch generalisierte Phänotypen, die in einem weiten Spektrum verschiedener Umweltbedingungen leben können (Lynch & Gabriel 1983). Tatsächlich scheinen die meisten Parthenogene sich durch gelegentliche Rückkreuzung mit ihren bisexuellen Elternarten neue Überlebenschancen zu schaffen. Sie sind weder minderwertig kompetitiv, noch sind ihre koevolutionären Fähigkeiten geringer als die der bisexuellen Elternarten (Lynch & Gabriel 1983). Die gleichen Autoren zeigten in einem Modell, daß die Rate phänotypischer Evolution in gut etablierten Parthenogenen oft der unter obligater Bisexualität nahekommt, oder sie unter bestimmten Voraussetzungen sogar übertreffen kann.

Der Vorteil bei Tiergruppen mit zyklischer Parthenogenese besteht gerade in der Kombination beider Vermehrungsarten, da zusätzlich zu den eher generalistischen Eigenschaften der Klone, verborgene genetische Variation periodisch freigesetzt wird, wenn biparental produzierte Nachkommen schlüpfen. Dadurch kann ein viel größeres Spektrum an phänotypischer Variation freigesetzt werden, als mit obligater Bisexualität allein je erreicht würde. Eine Population mit diesem Fortpflanzungstyp kann sich schnell an sich möglicherweise geänderte Selektionsbedingungen anpassen (Lynch & Gabriel 1983).

Angesichts dieser günstigen Konstellation muß man sich fragen, warum zyklische Parthenogenese zumindest im Tierreich kaum verbreitet ist. Es wird vermutet, daß vielleicht der Umschaltmechanismus zwischen uni- und bisexueller Vermehrung so kompliziert ist und nicht, weil starke Nachteile für die Entwicklung einer Population damit verbunden sind (Lynch & Gabriel 1983). Bei Pflanzen ist die Regelung der Fortpflanzung über vegetative Reproduktion generell wesentlich flexibler.

5. Zusammenfassung

Taxonomie - Bastardisierung

- 1) In insgesamt neun verschiedenen Seen des Seeoner/ Eggstätter Seengebiets nördlich des Chiemsees wurde bei pelagischen Daphniengruppen aus dem *D. longispina*/ *D. cucullata*-Artenkomplex die morphologische und genetische Differenzierung untersucht. Dazu wurden Tiere morphologisch kategorisiert und einzelne Tiere an drei polymorphen Enzymsystemen: GPI, GOT-1 und PGM mittels horizontaler Stärkekelektrophorese untersucht. An geklontem Tiermaterial wurden zusätzlich 19 weitere Enzymloci untersucht.
- 2) Mittels Diskriminanzanalysen konnte anhand dieser drei Enzymsysteme von vier herkömmlichen taxonomischen Gruppen: *D. cucullata*, *D. hyalina*, *D. galeata* und *D. longispina* (Flößner 1972) eine weiter unterteilt werden: Für *D. galeata* ergaben sich zwei genetisch und morphologisch differenzierbare Gruppen, die mit Dg_1 und Dg_2 bezeichnet wurden. Die mit *D. longispina* bezeichneten Gruppen gehören nach Flößner & Kraus (1986) ebenfalls zu *D. galeata*.
- 3) Die genetische Charakterisierung einzelner Gruppen an den drei Enzym-Loci zeigte, daß bei einer der beiden *D. galeata*-Gruppen, Dg_1 , hohe Heterozygotiewerte und starke Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen zu finden waren. Berechnung der genetischen Abstände aufgrund der drei polymorphen Enzymloci, zeigten, daß diese Dg_1 -Gruppe in etwa intermediär zu den übrigen untersuchten Gruppen *D. cucullata*, *D. hyalina* und *D. longispina* stand.
- 4) Klone aus allen durch die Diskriminanzanalyse differenzierbaren Gruppen (ausgenommen der Dg_2 -Gruppe, die sehr selten war) wurden an insgesamt 22 Enzym-Loci genetisch charakterisiert. Clusteranalysen mit diesem Material zeigten, daß die *D. cucullata*- und *D. hyalina*-Gruppe in sich jeweils relativ homogen waren. Innerhalb der Dg_1 - und *D. longispina*-Gruppen war jedoch eine weitere genetische Feindifferenzierung möglich, die in beiden Gruppen zunächst sowohl morphologisch als auch durch die Charakterisierung an drei Loci nicht erkannt worden war. Die Untergruppen wurden mit Dg_{11} , Dg_{12} bzw. $Dl1$ und $Dl2$ bezeichnet.
- 5) Die Bestimmung der Heterozygotie innerhalb der genetisch differenzierbaren Gruppen sowie die Schätzung des genetischen Abstands zwischen den einzelnen Gruppen zeigte, daß die beiden Dg_1 -Gruppen und eine der beiden *D. longispina*-Gruppen ($Dl1$) höchstwahrscheinlich Hybridcharakter besitzen. Im Fall der Dg_1 -Gruppe stammt einer

der beiden mutmaßlichen Elternarten wahrscheinlich aus der *D. cucullata*-Gruppe, der andere vermutlich aus der *D. hyalina*- oder *D. longispina*-Gruppe, was zu genetisch unterschiedlichen Hybridgruppen Dg_{11} und Dg_{12} führt. Als dritter Elterntyp ist auch die Dg_2 -Gruppe denkbar, die jedoch nicht in Klonkultur genommen wurde. In jedem Fall besteht jedoch eine hohe morphologische und genetische Ähnlichkeit zu *D. cucullata*. Im Fall der $Dl1$ -Gruppe machen genetische Indizien wahrscheinlich, daß eine der Elternarten aus der zweiten *D. longispina*-Gruppe stammt. Die andere könnte aus der *D. hyalina*-Gruppe stammen.

- 6) Intraspezifisch genetische Distanzwerte (nach Nei 1972) lagen mit drei Loci zwischen $0.01 \leq D \leq 0.35$, mit 22 Loci berechnet zwischen $0.04 \leq D \leq 0.13$. Interspezifisch charakteristische Werte lagen zwischen $1.1 \leq D \leq 3.5$ (3 Loci) bzw. $0.34 \leq D \leq 0.51$ (22 Loci). Distanzwerte zwischen den mutmaßlichen Elternarten und Hybridgruppen lagen in etwa intermediär dazu im Bereich von $0.24 \leq D \leq 0.70$ (3 Loci; ohne $Dl1$) bzw. $0.09 \leq D \leq 0.28$ (22 Loci; mit $Dl1$).
- 7) Mittles F-Statistiken wurde die genetische Differenzierung in drei Gruppen näher bestimmt. Es ergaben sich für *D. cucullata* über 5 Populationen (2 Loci) F_{ST} -Werte von 0.216; für *D. hyalina* über 9 Populationen F_{ST} -Werte von 0.167 und für die Hybriden-Gruppe Dg_1 über 6 Populationen F_{ST} -Werte von 0.076, jeweils über drei Loci berechnet. Diese Werte decken sich mit Literaturangaben für pelagische Formen.
- 8) Insgesamt können in manchen Seen damit bis zu sieben Gruppen genetisch unterschieden werden: *D. cucullata*; Dg_{11} , Dg_{12} , Dg_2 (innerhalb der *D. galeata*-Gruppe); *D. hyalina*; $Dl1$, $Dl2$ (innerhalb der *D. longispina*-Gruppe), wobei drei der Gruppen Hybridcharakter besitzen.

Ökologie

- 1) Bei den drei längerfristig untersuchten Seen (Brunnsee, Seeleitensee, Hartsee) wurde die maximale Anzahl koexistierender Gruppen (7) im Hartsee gefunden und auch die Daphniendichten (im Mittel: 5.1/l) waren im Hartsee am größten. Er hat die größte Oberfläche und wird als eutroph eingestuft. Im Seeleitensee, der eine kleinere Oberfläche hat als der Hartsee und als meso-eutroph eingestuft wird, wurden die zweithöchsten Daphniendichten (im Mittel: 4.1/l) gefunden und nur zwei koexistierende Gruppen: *D. hyalina* und Dg_1 . Der Brunnsee hat die kleinste Seeoberfläche. Er wird als oligo-mesotroph eingestuft, hat die geringsten Daphniendichten (im Mittel: 2.1/l) und beherbergte nur eine Daphniengruppe, *D. hyalina*.

Populationsgenetik bei *Daphnia hyalina*

Selektion und Austauschprozesse

- 1) Zeitliche und räumliche genetische Muster wurden an einer der Daphniengruppen *D. hyalina* an den drei Enzym-Loci GPI, GOT-1, PGM in drei Seen über einen Zeitraum von $1\frac{1}{2}$ bis zwei Jahren in etwa 4-wöchentlichem Abstand untersucht. Dazu wurden meistens Populationsstichproben an zwei Probestellen innerhalb eines Sees betrachtet.
- 2) Die genotypische Vielfalt war in jedem der untersuchten Seen groß. Es wurden stets mehr als 50% der aufgrund von Hardy-Weinberg-Proportionen zu erwartenden Genotypen gefunden. Im Brunnsee wurden insgesamt 60, im Seeleitensee 49 und im Hartsee 13 verschiedene Klongruppen gefunden, die durch die drei Loci charakterisiert waren.
- 3) Die zeitliche Variation unterschied sich in den drei Seen. In zwei der drei Seen, Hart- und Seeleitensee, war die Variation zeitlich relativ gering. In jedem der Seen wurden zeitweilig abrupte Änderungen in der klonalen Zusammensetzung und kurzfristige bis längerfristige Trends in der Verschiebung der genotypischen Zusammensetzung bzw. der Allelfrequenzen gefunden. Im Brunnsee wurde ein ausgeprägter Trend deutlich, der über zwei Jahre anhielt. Trends deuten auf entsprechend wirkende Selektionsfaktoren. Es wurde jedoch kein Zusammenhang mit den gemessenen Umweltfaktoren (Secchi-Sichttiefe, Temperatur) gefunden. Es war auch keinerlei Jahresrhythmik in bestimmten Genotypfrequenzen zu erkennen.
- 4) In jedem der drei Seen wurden meist in den Sommermonaten unterschiedliche Genotypzusammensetzungen in räumlich verschiedenen Populationsstichproben gefunden, an Stellen, die ca. 200, 300 bzw. 1250 m auseinanderlagen. Dabei wurden auch lokale Unterschiede in der Populationsstruktur (Populationsdichte, Häufigkeit von Männchen) deutlich. Möglicherweise ist die räumliche Strukturiertheit eines Sees die Ursache für lokal unterschiedliche Selektionsfaktoren. Auch zwischen den zwei nah benachbarten, durch einen Bach verbundenen Seen (Brunnsee, Seeleitensee) wurden deutliche Unterschiede in der genotypischen Zusammensetzung der Populationen gefunden. Die Probestellen im Seeleitensee und Brunnsee lagen in etwa gleich weit (ca. 1000m) voneinander entfernt, wie die beiden Probestellen im Hartsee (ca. 1250 m). Die genetischen Unterschiede zwischen den Probestellen im Brunn- und Seeleitensee waren jedoch größer als zwischen den beiden Probestellen im Hartsee. Großräumig wurde eine hohe Korrelation ($r = 0.84, p < 0.001$) zwischen genetischer und geographischer Distanz bei Populationen aus sechs verschiedenen Seen gefunden. Dies spricht für Austauschprozesse zwischen

den Seen. Lokal stark unterschiedliche Selektionsfaktoren könnten gelegentliche Austauschprozesse überlagern. Dies führte dazu, daß in dem Zeitraum, in dem eine starke Genotypfrequenzverschiebung in einem der Seen beobachtet wurde, bei gleichzeitig relativ homogener genetischer Struktur im Nachbarsee, eine Korrelation zwischen der genetischen Distanz und der Zeit gefunden wurde ($r = 0.53$, $p < 0.02$).

Sexualität

- 1) Bisexuelle Phasen traten in den drei Seen zeitlich verschieden auf. Im Brunn- und Hartsee wurden die größten Dichten von Männchen oder Ephippienweibchen jeweils im Herbst gefunden, im Seeleitensee hingegen im Sommer bis Frühherbst. Über das ganze Jahr kamen beide Formen in allen drei Seen sporadisch vor. Die Geschlechtspartner kamen innerhalb jedem der drei Seen häufig zeitlich nicht synchron vor.
- 2) Im Hartsee war der Prozentsatz der Weibchen mit Ephippien im Mittel am größten (ca. 1% der adulten Weibchen ohne Ephippien), im Seeleitensee etwa halb so groß und im Brunnsee war er im Schnitt um den Faktor 10 geringer als im Hartsee. Der Prozentsatz der Männchen war im Schnitt in allen drei Seen etwa gleich (ca. 2–3% der adulten Weibchen). Die Dichte adulter Weibchen von *D. hyalina* war im Hartsee am kleinsten, im Seeleitensee am größten. Kontaktindizes zwischen beiden Geschlechtspartnern lagen im Seeleitensee etwa 100-fach über dem Wert im Brunnsee und ca. 1.2 bis 6-fach über dem Wert im Hartsee. Das Ausmaß an Sexualität war damit in allen drei Seen sehr klein. Im Verhältnis zueinander war es im Seeleitensee am größten, im Brunnsee am kleinsten.
- 3) Die Klongruppenzugehörigkeit der Männchen war in allen drei Seen proportional zur Häufigkeit der Klongruppen der zeitgleich vorkommenden Weibchen (ohne Ephippien). Im Brunn- und Seeleitensee fanden sich Indizien, daß Klone in unterschiedlicher Häufigkeit, bzw. zu unterschiedlichen Zeitpunkten, Ephippien bildeten.
- 4) Abweichungen von Hardy-Weinberg-Proportionen waren in allen drei Seen über alle drei Loci im Mittel etwa gleich häufig (in ca. 24% der Fälle). Sie wurden im Sommer häufiger als in den übrigen Jahreszeiten gefunden. Dabei wurde Heterozygotenüberschuß etwas häufiger (im Mittel in 63% der Fälle) als ein Überschuß an Homozygoten gefunden. Im Seeleitensee war ein Überschuß an heterozygoten Tieren etwas deutlicher (im Mittel in 71% der Fälle).
- 5) Unabhängig davon, ob die Populationen im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht waren, wurde im Mittel in ca. 35% der Fälle ein Kopplungsungleichgewicht zwischen zwei Loci

gefunden. Über alle Locuskombinationen war es im Brunn- und Hartsee im Mittel etwa gleich häufig (in ca. 43% der Fälle), am seltensten im Seeleitensee (ca. 20% der Fälle). Bei einer bestimmten Locuskombination (GPI×GOT-1) wurden jedoch im Brunnsee in 70% der Fälle ein Kopplungsungleichgewicht gefunden. Diese Ergebnisse stehen im Einklang damit, daß Sexualität im Brunnsee am seltensten und im Seeleitensee am häufigsten war.

6. Literaturverzeichnis

- Aurich, H. J. 1933: Das Zooplankton einiger Seen des Chiemgaus. Int. Rev. Hydrobiol. 29, 295-345
- Ayala, F. J., Powell, J.R., Tracey, M.L., Mourão, C.A., Péres-Salas, S. 1972: Enzyme variability in the *Drosophila willistoni* group. IV. Genic variation in natural populations of *Drosophila willistoni*. Genetics 70: 113-139
- Banta, A. M. 1939: Studies on the physiology, genetics and evolution of some cladocera. Publ. Carnegie Inst. Wash. 513: 1-285
- Baumbach, P. 1922: Studien über das Zooplankton des Chiemsees. Archiv d. Naturgeschichte (Hrg. E. Strand), Berlin, 88. Jahrgang, 7. Heft, Abt. A: 189-192
- Berger, E. 1976: Heterosis and the maintenance of enzyme polymorphism. Amer. Natur. 110: 832-839
- Berger, E. & Sutherland, J. 1978: Allozyme variation in two natural populations of *Daphnia pulex*. Heredity 41: 13-23
- Brockfield, J. F. Y. 1981: No evidence for frequency dependent selection acting between clones of the water flea *Daphnia magna*. Heredity 47: 297-315
- Brooks, J. L. 1957: The Systematics of North America *Daphnia*. Mem. Conn. Acad. Arts Sci. 13: 1-180
- Brown, A. H. D. 1970: The estimation of Wrights fixation index from genotypic frequencies. Genetica 41: 399-406
- Brown, A. H. D. 1975: Samples sizes required to detect linkage disequilibrium between two or three loci. Theoretical Population Biology 8: 184-201
- Bulnheim, H.-P. & Scholl, A. 1980: Evidence of genetic divergence between two brackish-water gammaridean sibling species. Mar. Ecol. Progr. Ser. 3: 163-165
- Burckhardt, G. 1900: Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der größeren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Extrait de la Revue Suisse der Zoologie, T. 7 (Doktorarbeit)
- Carvalho, G. R. 1987: The clonal ecology of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) II. Thermal differentiation among seasonal clones. Journal of Animal Ecology 56: 469-478
- Carvalho, G. R. & Crisp, D. J. 1987: The clonal ecology of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) I. Temporal changes in the clonal structure of a natural population. Journal of Animal Ecology 56: 453-468
- Christiansen, F. B., Frydenberg, O., Hjorth, O. J., Simonsen, V. 1976: Genetics of *Zoarcetes* populations IX. Geographic variation at the three phosphoglucumutase loci. Hereditas 83: 245-256

- Clayton, J. W. & Tretiak, D. N. 1972: Amine-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29: 1169-1172
- Cole, C. J. 1985: Taxonomy of parthenogenetic species of hybrid origin. *Syst. Zool.* 34: 359-363
- D'Abramo, L. R. 1980: Ingestion rate decrease as the stimulus for sexuality in populations of *Moina macrocopa*. *Limnol. Oceanogr.* 25: 422-429
- Felsenstein, J. 1985: Phylogenies from gene frequencies a statistical problem. *Syst. Zool.* 34: 300-311
- Ferguson, A. 1980: *Biochemical Systematics and Evolution*. Jon Wiley & Sons, New York-Toronto.
- Fitch, W. M. & Margoliash, E. 1967: Construction of phylogenetic trees. *Science* 155: 279-284
- Flößner, D. 1972: Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda, Fischläuse, Brachiura. In Dahl, F.: *Die Tierwelt Deutschlands* B. 60: 1-499
- Flößner, D. & Kraus, K. 1986: On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea: Cladocera). *Hydrobiologia* 137: 97-115
- Frydenberg, O. & Simonsen, V. 1973: Genetics of *Zoarces* populations. V. Amount of protein polymorphism and degree of genic heterozygosity. *Hereditas* 75: 221-232
- Gessner, F. 1953: Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seelon. *Arch. Hydrobiol.* 47: 553-624
- Giblett, E. R. 1969: *Genetic Markers in Human Blood*. Blackwell Sci. Publ. Oxford
- Haney, J. F., Hall, D. J. 1973: Sugar-coated *Daphnia*: A Preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333
- Harris, H. & Hopkinson, D. A. 1976: *Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam
- Havel, J. E. 1985: Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs. *Limnol. Oceanogr.* 30: 853-861
- Hebert, P. D. N. 1974a: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. II. Genotypic frequencies in permanent populations. *Genetics* 77: 323-334
- Hebert, P. D. N. 1974b: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna*. III. Genotypic frequencies in intermittent populations. *Genetics* 77: 335-341
- Hebert, P. D. N. 1974c: Ecological differences between genotypes in a natural population of *Daphnia magna*. *Heredity* 33: 327-337
- Hebert, P. D. N. 1974d: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* I. Population structure in East Anglia. *Evolution* 28: 546-556
- Hebert, P. D. N. 1978: The population biology of *Daphnia*. *Biol. Rev.* 53: 387-426

- Hebert, P. D. N. 1980: The Genetics of Cladocera. In: W. C. Kerfoot (ed), Evolution and Ecology of Zooplankton Communities, University Press of New England, London, Vol 3: 329-336
- Hebert, P. D. N. 1981: Obligate asexuality in *Daphnia*. Am. Nat. 117: 784-789
- Hebert, P. D. N. 1983: Clonal diversity in cladoceran populations. In C. E. King & P. S. Dawson (eds), Population Biology: Retrospect and Prospect. Columbia University Press, New York: 37-60
- Hebert, P. D. N. 1984: Demographic implications of genotypic diversity in zooplankton populations. In: K. Wöhrmann & V. Loeschke (eds), Population Biology and Evolution. Springer Verlag: 195-207
- Hebert, P. D. N. 1985: Interspecific hybridization between cyclic parthenogens. Evolution 39: 216-220
- Hebert, P. D. N. 1987: Genotypic characteristics of the Cladocera. Hydrobiologia 145: 183-193
- Hebert, P. D. N. & Crease, T. 1980: Clonal Coexistence in *Daphnia pulex* (Leydig): Another Planktonic Paradox. Science 207: 1363-1365
- Hebert, P. D. N. & Crease, T. 1983: Clonal diversity in populations of *Daphnia pulex* reproducing by obligate parthenogenesis. Heredity 51: 353-369
- Hebert, P. D. N. & Loaring, J. M. 1986: Systematics of the *Daphnia pulex* complex: morphological variation in an agamic complex and description of a species new to North America. Biochem. Syst. and Ecology 14: 333-340
- Hebert, P. D. N. & Moran C. 1980: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia carinata*. Heredity 45: 313-321
- Hebert, P. D. N. & Ward R.D. 1972: Inheritance during parthenogenesis in *Daphnia magna* Genetics 71: 639-642
- Hebert, P. D. N. & Ward, R. D. 1976: Enzyme variability in natural populations of *Daphnia magna* IV. Ecological differentiation and frequency changes of genotypes at Audley End. Heredity 36: 31-341
- Hebert, P. D. N. & McWalter, D. B. 1983: Cuticular pigmentation in arctic *Daphnia*: adaptive diversification of asexual lineages. Am. Nat. 122: 286-291 in water pollution
- Hrbáček, J. & Hrbáčková-Esslöva M. 1966: The Taxonomy of the Genus *Daphnia* and the Problem of "Biological Indication". Verh. Int. Ver. Limnol. 16: 1661-1667
- Hutchinson, G. E. 1967: A Treatise on Limnology, Vol I, II, New York, John Wiley & Sons.
- Hyldgård-Jensen, J. 1967: Mælkesyredehydrogenase hos svin. Årsberetn. Inst. Sterilitetsforsk. p 243-284.

- Jacobs, J. 1982: Short-term and small-scale genetic differentiation in two partially parthenogenetic pelagic species of *Daphnia*. A preliminary report. In: S. D. Jayakar & L. Zonta (eds), *Evolution and Genetics of Populations*. University of Pavia.
- Jaenike, J. & Selander R. K. 1979: Evolution of parthenogenesis in earthworms. *Amer. Zool.* 19, 729-737
- Jelnes, J. E. 1971: Identification of hexokinase and localisation of a fructokinase and a tetrazolium oxidase locus in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 67: 291-293
- Johnson, G. B. 1968: nach Shaw and A. L. Koen "starch gel zone electrophoresis", in J. Smith: *Chromatographic and electrophoretic techniques volume II - Zone electrophoresis*: 325-364
- King, C. 1980: The genetic structure of zooplankton populations. In: C. W. Kerfoot (ed), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*, Univ. Press of New England, Hanover: 315-328
- Korpelainen, H. 1986 a: Ecological genetics of the cyclic parthenogens, *Daphnia longispina* and *Daphnia pulex*. *Hereditas* 105: 7-16
- Korpelainen, H. 1986 b: Genetic variation and evolutionary relationships within four species of *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). *Hereditas* 105: 245-254
- Korpelainen, H. 1986 c: Temporal changes in the genetic structure of *Daphnia magna* populations. *Heredity* 57: 5-14.
- Korpelainen, H. 1987: Reproductive strategies of *Daphnia magna* genotypes. *Hereditas* 106: 181-188
- Lamb, T. & Avise, J. C. 1987: Morphological variability in genetically defined categories of Anuran hybrids. *Evolution* 41: 157-165
- Lee, L. W. 1984: Environmentally controlled phenotypic plasticity of morphology and polypeptide expression in two populations of *Daphnia pulex* (Crustacea: Cladocera). *Oecologia* 63: 207-214
- Lieder, U. 1983: Introgression as a Factor in the Evolution of Polytypical Plankton Cladocera. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68: 269-284
- Lieder, U. 1986: Bosmina and *Daphnia*: taxonomisch kritische Gruppen unter den Cladoceren (Crustacea, Phyllopoda). *Limnologia (Berlin)* 17: 53-66
- Lieder, U. 1987: The possible origin of *Daphnia cucullata* procurva Poppe 1887 in the lakes of the Pomerian Lakeland by hybridisation in the past. *Hydrobiologia* 145: 201-211
- Loaring, J. M. & Hebert P. D. N 1981: Ecological Differences Among Clones of *Daphnia pulex* Leydig. *Oecologia* 51: 162-168
- Lynch, M. 1983: Ecological genetics of *Daphnia pulex*. *Evolution* 37: 358-374
- Lynch, M. 1984 a: The genetic structure of a cyclical parthenogen. *Evolution* 38: 186-203
- Lynch, M. 1984 b: The limits to life history evolution in *Daphnia*. *Evolution* 38: 465-482

- Lynch, M. & Gabriel W. 1983: Phenotypic evolution and parthenogenesis. *Am. Nat.* 122: 745-764
- Manning, B. J., Kerfoot, W.C., Berger E.M. 1978: Phenotypes and genotypes in cladoceran populations. *Evolution* 32: 365-374
- Markert, C. L. & Faulhaber, J. 1965: Lactate dehydrogenase isozyme patterns of fish. *J. Exp. Zool.* 159: 319-332
- Maynard Smith, J. 1976: *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, London, New York
- Mort, M. A. & Jacobs, J. 1981: Differences Among Genotypic Frequencies of Undisturbed and Manipulated Populations of *Daphnia*. *Oecologia* 50: 184-186
- Mort, M. A. & Wolf, H. G. 1985: Enzyme variability in large lake *Daphnia* populations. *Heredity* 55: 27-36
- Mort, M. A. & Wolf, H. G. 1986: The genetic structure of large-lake *Daphnia* populations. *Evolution* 40: 756-766
- Mortimer, C. 1936: Experimentelle und cytologische Untersuchungen über den Generationswechsel der Cladoceren. *Zool. Jb. Abt. allg. Zool. u. Physiol.* 56: 323-338
- Nei, M. 1972: Genetic distance between populations. *Am. Nat.* 106: 283-292
- Nevo, E., Beiles, A., Ben-Schlomo, R. 1984: The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates. In: G. S. Mani (ed), *Lecture Notes in Biomathematics*, Bd. 53, Springer Verlag, Berlin, S. 13-213
- Nielsen, J. T. & Chapman V. 1977: Electrophoretic variation for X-chromosome linked phosphoglycerate kinase (PGK-1) in the mouse. *Genetics* 87: 319-325
- Schwartz, M. K., Nisselbaum, J.S., Bodansky, O. 1963: Procedure for staining zones of activity of glutamic-oxaloacetic transaminase following electrophoresis with starch gel. *Am. J. Clin. Pathol.* 40: 103-106
- Schrader, F. 1925: The cytology of pseudosexual eggs in a species of *Daphnia*. *Z. indukt. Abstamm. - u. Vererb.-L.* 40: 1-36
- Shaw, C. R. & Koen, A. L. 1968: Starch gel zone electrophoresis. In: I. Smith (ed), *Chromatographic and electrophoretic techniques*, Vol. 2, Heineman, London 325-365
- Shaw, C. R. & Prasad R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes. A compilation of recipes. *Biochem. Genet.* 4: 297-320
- Simonsen, V. & Frydenberg, O. 1972: Genetics of *Zoarcas* populations II. Three loci determining esterase isozymes in eye and brain tissue. *Hereditas* 70: 235-242
- Suomalainen & Saura A. 1973: Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals I. Polyploid Curculionidae. *Genetics*, 74: 489-508
- SPSS^X, 1983: *Statistical Package for Social Sciences*, Version X 2.0, User's Guide, McGraw-Hill, Book Company, New York

- Stebbins, G.L. 1980: Evolutionsprozesse. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart- New York
- Stross, R. G. 1966: Light and temperature requirements for diapause development and release in *Daphnia*. Ecology 47, 368-374
- Tomiuk, J., Wöhrmann, K., Eggers-Schumacher, H. A.: 1979 Enzyme patterns as a characteristic for the identification of aphids. Z. ang. Entomol. 88: 440-446
- Williams, G. C. 1975: Sex and Evolution. Monographs in Population Biology 8, Princeton, New Jersey
- Weider, L. J. 1984: Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: Vertical migration and habitat partitioning. Limnol. Oceanogr. 29: 225-235
- Weider, L. J. & Hebert, P.D.N. 1986: Ecological and physiological differentiation among low arctic clones of *Daphnia pulex*. Ecology in press.
- Weider, L. J. & Lampert, W. 1985: Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance. Oecologia 65: 487-491
- Weir, B. S. 1979: Inferences about linkage disequilibrium. Biometrics 35: 235-254
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1979: Estimation of linkage disequilibrium in randomly mating populations. Heredity 42: 105-111
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984: Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370
- Wolf, H. G. 1982: A comparison of different electrophoretic techniques for the detection of isoenzymes in single Daphnids. Arch. Hydrobiol. 95: 521-531
- Wolf, H. G. 1983: Genetische Variabilität bei und Konkurrenzbeziehungen zwischen Klonen von *Daphniacucullata* im Schöhsee bei Plön. Tagungsbericht der Biometrischen Gesellschaft, Bad Nauheim.
- Wolf, H. G. 1985: Population genetic investigations on *Daphnia cucullata* in the Schöhsee at Plön. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 3058-3061
- Wolf, H. G. 1987 a: Interspecific hybridisation between *Daphnia hyalina*, *D. galeata*, and *D. cucullata* and Seasonal abundance of these species and their hybrids Hydrobiologia 145: 213-217
- Wolf, H. G. 1987 b: Differences in the genetic structure of pond-dwelling and lake-dwelling *Daphnia*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 23: in press.
- Wolf, H. G. & Hobaek A. 1986: Ecological genetics of Norwegian *Daphnia* I. Genetic differentiation between pigmented and unpigmented alpine pond populations. Hereditas 104: 193-198
- Wolf, H. G. & Mort M. 1986: Inter-specific hybridization underlies phenotypic variability in *Daphnia* populations. Oecologia 68: 507-511
- Woltereck, R. 1919: Variation und Artbildung. Erster Teil. Verlag Francke, Berlin,

- Wright, S. 1922: Coefficients of inbreeding and relationship. *Amer. Natur.* 56: 330-338
- Wright, S. 1951: The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* 15: 323-354
- Yngård, C. F. 1972: Genetically determined electrophoretic variants of phosphoglucose isomerase and 6-phosphoglucoate dehydrogenase in *Zoarces viviparus* L. *Hereditas* 71: 151-154
- Young, J. P. W. 1979a: Enzyme polymorphism and cyclic parthenogenesis in *Daphnia magna* I. Selection and clonal diversity. *Genetics* 92: 953-970
- Young, J. P. W. 1979b: Enzyme polymorphism and cyclical parthenogenesis in *Daphnia magna* II. Evidence of heterosis. *Genetics* 92: 971-982
- Zaffagnini, F. & Sabelli, B. 1972: Karyologic observations on the maturation of the summer and winter eggs of *Daphnia pulex* & *Daphnia middendorffiana*. *Chromosoma* 36: 193-203

Lebenslauf

Name: Sabine Gießler

geboren: 14.2.1956

Staatsangehörigkeit: deutsch

Familienstand: ledig

Schulbildung: 1962/63 Volksschule Ottowind/Coburg
1963-66 Pestalozzischule Coburg
1966-75 Gymnasium Alexandrinum Coburg

Studium: 1975-77 Mathematik und Biologie für das
Lehramt an Gymnasien
1977 Studienfachwechsel: Diplombiologie
1980 mündlicher Teil der Diplomhauptprüfung
Hauptfach: Zoologie (Ökologie/Evolution)
Nebenfach: systematische Botanik
Nebenfach: Biochemie
1981-83 Diplomarbeit in ökologischer Richtung
(bei Prof. J. Jacobs)
1983-87 Doktorarbeit (bei Prof. J. Jacobs)
1983-86: wiss. Hilfskraft bei Ökologiekursen
1983-85: Stipendium der Studienstiftung des
deutschen Volkes
1986-87: Mitarbeit an einem DFG-Projekt

